



258

23

38 1/4

*Can mutation help the  
society*

52

59

49/9

DIE

SCHUTZEINRICHTUNGEN

IN DER ENTWICKELUNG DER

KEIMPFLANZE.

EINE BIOLOGISCHE STUDIE

VON

DR. G. HABERLANDT.

152

*Day 61  
Day 63*

*Embryo*

*in water  
ontogeny*

WIEN.

DRUCK UND VERLAG VON CARL GEROLD'S SOHN.

1877.





HARRY SCOTT. 1868.



~~38~~  
~~54~~  
57

DIE  
SCHUTZEINRICHTUNGEN  
IN DER ENTWICKELUNG DER  
KEIMPFLANZE.

---

EINE BIOLOGISCHE STUDIE

VON

DR. G. HABERLANDT.

---

WIEN.

DRUCK UND VERLAG VON CARL GEROLD'S SOHN.

1877.



149

Cambridge University Library,  
On permanent deposit from  
the Botany School



# Inhalt.

## Erstes Capitel.

	Seite
Einleitendes; Begriffsbestimmung der Keimpflanze . . . . .	1
Bedeutung der Samenhülle für den ruhenden Embryo und seine Reservestoffbehälter. — Verschiedenheit der Ansichten über ihre Bedeutung für das keimende Pflänzchen. — Die Samenhülle als Schutzmittel desselben . . . . .	3
Ihr Einfluss auf das Anquellen der Samen; Function des Hilums; Aufgabe der Spaltöffnungen an der Samenschale von <i>Canna</i> . — Die Quellschicht der Samenhülle . . . . .	7
Ueber Quellungsunfähigkeit und ihre Folgen; die „Asymblastie“ . . . . .	12
Einfluss der Samenhülle auf das Austrocknen gequollener oder keimender Samen; auf den osmotischen Austritt von Nährstoffen aus denselben . . . . .	15
Eigenthümliche Function der Testa bei den Samen von <i>Soja hispida</i> . . . . .	17
Keimungsversuche mit geschälten und ungeschälten Erbsen; wiederholt unterbrochene Keimung der Gartenbohne . . . . .	18
Einfluss der Samenhülle auf die geotropischen Krümmungen der austretenden Radicula . . . . .	20

## Zweites Capitel.

Doppelte Bedeutung der Reservestoffe für die Keimpflanze. — Bisherige Untersuchungen. — Die Reservestoffe als Schutzmittel . . . . .	28
Beschreibung eines Anbauversuches mit ganzen und halbirten Weizenkörnern; Unterschiede in der Ausbildung und im relativen Chlorophyllgehalte der Pflänzchen . . . . .	35
Sicherste Ausnützung und Unterbringung der Reservestoffe; Beispiele . . . . .	39
Angabe der Ursachen, weshalb die Samen vieler Pflanzen nur wenig Reservestoffe enthalten; die phanerogamen Schmarotzer und Humusbewohner . . . . .	41

## Drittes Capitel.

Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanzen gegenüber den schädlichen Einflüssen des Klimas. — Das Keimen der Samen in der geeignetsten Jahreszeit . . . . .	44
Die Keimpflanze und der Frost; Einrichtungen bezüglich des Ueberwinterns der Keimlinge . . . . .	45
Die Keimungstemperaturen als Anpassungserscheinungen an die Bodentemperaturen . . . . .	53
Das Keimen der Samen bei den an eine trockene Jahreszeit gewöhnten Pflanzen; Eigenthümlichkeiten der Gräser; die Jerichorose . . . . .	59



	Seite
Widerstandsfähigkeit der Keimpflanzen gegenüber den Folgen der Austrocknung und des Ueberschwemmtwerdens; die Rhizophoren . . . . .	60
Die Biologie der Keimlinge in ihren Beziehungen zur Pflanzengeographie .	64

### Viertes Capitel.

Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanzen beim Durchbrechen des Bodens. — Die Kotyledonarscheide der Gräser. — Aufgabe der Nebenblätter . . . . .	66
Biologische Bedeutung der Nutationserscheinungen an Keimpflanzen. — Sonstige Ursachen derselben. — Physiologisches über die spontanen Nutationen. — Ursache der Nutation bei Helianthuskeimlingen; Versuche	69
Die Widerstandsfähigkeit der Keimpflanzen gegenüber den Folgen zufälliger Verletzungen; Beispiele und Versuche . .	77

### Fünftes Capitel.

Die Keimblätter als erste Assimilationsorgane . . . . .	82
Beispiele von langlebigen und sich kräftig entwickelnden Kotylen . . .	83
Lage und Gestaltung derselben im Samen. — Ihr anatomischer Bau; Vertheilung der Spaltöffnungen . . . . .	85
Transpirationsversuche . . . . .	90
Die Bilateralität der Keimblätter und das Licht. — Umwandlung der laubblattartigen Kotylen zu hypogäischen bei den Papilionaceen . . . .	93
Ergrünen der Keimblätter; Entstehung der Chlorophyllkörner . . . .	96
Die Arbeitstheilung bei den echten Laubblättern und den ergrünten Kotylen. — Schluss . . . . .	97

### Berichtigung.

Auf Seite 16, 4. Zeile von oben soll es statt „10—12 % Wasser“ heissen: „10—12 % Wasser über dem ursprünglichen Feuchtigkeitsgehalte.“



## Erstes Capitel.

Einleitendes; Begriffsbestimmung, der Keimpflanze. — Bedeutung der Samenhülle für den ruhenden Embryo und seine Reservestoffbehälter. — Verschiedenheit der Ansichten über ihre Bedeutung für das keimende Pflänzchen. — Die Samenhülle als Schutzmittel desselben. — Ihr Einfluss auf das Anquellen der Samen; Function des Hilums; Aufgabe der Spaltöffnungen an der Samenschale von *Canna*. — Die Quellschicht der Samenhülle. — Ueber „Quellungsunfähigkeit“ und ihre Folgen; die „Asymblastie“. — Einfluss der Samenhülle auf das Austrocknen gequollener oder keimender Samen; auf den osmotischen Austritt von Nährstoffen aus denselben. — Eigenthümliche Function der Testa bei den Samen von *Soja hispida*. — Keimungsversuche mit geschälten und ungeschälten Erbsen; wiederholt unterbrochene Keimung der Gartenbohne. — Einfluss der Samenhülle auf die geotropischen Krümmungen der austretenden Radicula.

Wohl niemals ist die Pflanze so vielen Gefahren ausgesetzt, als zur Zeit der Keimung. Sie hat die Samenhülle kaum verlassen und soll nun auf der Stelle mit den erwachsenen Pflanzen ihrer Umgebung in einen Wettbewerb um die äusseren Bedingungen des Daseins treten. So gering ihr anfängliches Raumbedürfniss auch sein mag, sie bleibt doch in den meisten Fällen ein „Eindringling“, dem die Behauptung des Daseins nicht leicht gemacht wird. Doch ganz abgesehen von diesem unmittelbaren Kampfe mit den Nachbarpflanzen, der am Ende manchem Keimling erspart bleibt, ist doch dieser letztere durch all' diejenigen Einflüsse des Klimas und anderer Verhältnisse, welche bei der erstarkten und erwachsenen Pflanze bloß eine theilweise Schädigung des Organismus, oder einen zeitweiligen Stillstand der Lebensfunctionen herbeiführen, in seiner ganzen Existenz bedroht. Hier durfte die Natur mit Schutzmitteln und Schutzeinrichtungen wahrlich nicht sparsam umgehen, wenn sich alljährlich auch nur ein niedriger Percentsatz der producirten Samenindividuen zu



lebensfähigen und, was noch wichtiger, zu lebenskräftigen Pflanzen entwickeln sollte.

Bevor wir nun daran gehen, diese Schutzeinrichtungen im Einzelnen zu betrachten, muss noch kurz auseinandergesetzt werden, wie weit im Nachfolgenden der Begriff der Keimpflanze gefasst wird. — Vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet man ein junges Pflänzchen häufig so lange als Keimpflanze, bis es die ihm mitgegebene Reservennahrung vollkommen aufgezehrt hat. Eine zweijährige Eiche, welche schon mehrere echte Laubblätter und einen verholzten Stengel besitzt, deren unterirdische Keimblätter aber noch unverbrauchte Reservestoffe enthalten, wäre demnach noch als Keimpflanze anzusehen, während ein winziges, blos mit zwei grünen Kotyledonen und einer kleinen Hauptwurzel versehenes Tabakpflänzchen, das seine Reservestoffe zur Ausbildung und Entfaltung der genannten Organe schon vollständig verbraucht hat, nur mit Unrecht als Keimpflanze betrachtet würde. Da nun aber den Reservestoffen gerade in den späteren Stadien der Keimung nur mehr eine biologische Bedeutung als Schutzmittel des jungen Pflänzchens zufällt, so ist es mehr als zweifelhaft, ob man es hier wirklich mit einer vom streng physiologischen Gesichtspunkte ausgehenden Definition zu thun habe. Dieselbe dürfte jedenfalls vorwurfsfreier sein, wenn man die jugendliche Pflanze nur so lange als Keimpflanze betrachten würde, als jene anatomisch-physiologischen, auf Grund der vorhandenen Reservestoffe sich vollziehenden Prozesse, welche die selbständige Ernährung des Pflänzchens ermöglichen sollen, noch nicht beendet sind. Kann sich dasselbe einmal selbständig ernähren, so ist es im physiologischen Sinne keine Keimpflanze mehr, ob ihm nun Reservestoffe noch zur Verfügung stehen oder nicht.<sup>1)</sup>

Es leuchtet ein, dass diese Definition für unsere Zwecke zu eng ist. Wir werden hier im Anschlusse an jene Auffassung, welche in den meisten Abhandlungen pflanzenbiologischen Inhaltes, u. A. auch in den meisterhaften Untersuchungen von Irmisch, zur Geltung gelangt, das junge Pflänzchen so lange als Keim-

<sup>1)</sup> Vergl. hiermit die in Nobbe's Samenkunde p. 97 gegebene Definition der Keimung, welche sich mit der hier aufgestellten nur theilweise deckt.



pflanze und demnach als in den Bereich unseres Themas gehörig ansehen, als es sich in den habituellen Merkmalen seiner Vegetationsorgane noch auffällig von der entwickelten Pflanze unterscheidet. — Dass wir andererseits auch den keimenden Samen zu berücksichtigen haben, ist wohl selbstverständlich.

Wenn ich mich bei den nachstehenden Erörterungen wiederholt des Ausdruckes „Anpassung“ bediene, so meine ich damit stets jene im Laufe zahlreicher Generationen durch die natürliche Zuchtwahl vollzogene Auslese des Zweckmässigeren, welche eines der Grundprincipien des Darwinismus bildet. — Schliesslich sei noch erwähnt, dass die in der vorliegenden Arbeit mitgetheilten Untersuchungen sich blos auf die Keimpflanzen phanerogamer Gewächse ausdehnen. Durchgeführt wurden dieselben im landwirthschaftlichen Laboratorium der k. k. Hochschule für Bodencultur zu Wien.

Die Bedeutung der Samenhüllen für den ruhenden Embryo und seine Reservestoffbehälter ist längst bekannt. Mögen diese Hüllen nun echte Samenschalen sein, oder Pericarprien, oder wie bei den bespelzten Grasfrüchten Glieder der ganzen Inflorescenz, in allen Fällen ist ihre Aufgabe eine dreifache. Sie schützen den Samen<sup>1)</sup> erstens vor mechanischen Verletzungen, welche ihm bei etwaiger Wanderschaft seitens der Rauigkeiten des Bodens und in dem oft sehr langen Zeitraume bis zur Keimung von Seite zahlreicher Insecten und anderer Feinde in Aussicht stehen. So erweisen sich beispielshalber die harten und zähen Schalen, von welchen die Samen der Beerenfrüchte umgeben sind, als sehr nothwendige Schutzmittel; ohne sie wäre die Verbreitung der Samen durch die Vögel, deren Darmcanal sie zu passiren haben, ganz unmöglich oder doch zu theuer erkauft. — Die Samenhüllen haben dann ferner die Keimfähigkeit der Samen zu bewahren. Zahllose Schimmelpilze, häufiger Wechsel von Durchfeuchtung und Austrocknung, ja selbst der

<sup>1)</sup> Es bedarf wohl keiner weiteren Motivirung, wenn ich hier und im Folgenden den Begriff des „Samens“ etwas weiter fasse, als es streng genommen erlaubt ist, und mich hierbei mehr an den gewöhnlichen Sprachgebrauch anschliesse.



bloße Einfluss schwankender Luftfeuchtigkeit würden die Keimkraft des schutzlosen Embryos in kürzester Zeit erlöschen machen und seine Reservestoffe verderben. Wie sehr selbst der ungehinderte Zutritt der atmosphärischen Luft, verbunden mit einem wechselnden Feuchtigkeitsgehalte derselben, die Keimfähigkeit der Samen schädigt, mag aus nachstehendem Versuche entnommen werden. Derselbe wurde mit Hanfsamen durchgeführt, welcher zu 76—78 % keimfähig war. Ich legte von demselben 100 ganz unversehrte und ebenso viele seitlich etwas aufgesprungene Nüsschen unter sonst vollkommen gleichen Verhältnissen zum Keimen aus. Beide Partien waren fast gleich schwer — die erstere wog 1.894 Gr., die letztere 1.833 Gr. — und auch das Reifestadium war in beiden Fällen vollkommen das gleiche. Von den unversehrten Körnern keimten 80, von der zweiten Partie bloß 54 %, worunter überdies noch 12 Keimlinge schon am zweiten Tage zu Grunde gingen; die kaum ausgetretene Radicula bräunte sich und fing an zu faulen. Es stellte sich demnach das Verhältniss eigentlich wie 80 : 42, was wohl deutlich genug auf die Wichtigkeit der Samenhüllen für die Erhaltung der Keimfähigkeit des Embryos hinweist. — Ihre dritte Aufgabe endlich besteht darin, dass sie als Verbreitungsmittel der Samen zu dienen haben, und desshalb je nach den einzelnen Verbreitungsagentien, bald als mannigfach ausgebildete Flugorgane erscheinen, bald wieder die verschiedensten hakigen, stacheligen und fleischigen Ausrüstungen an Frucht und Samen darstellen.

Ueber die soeben aufgezählten Functionen der Samenhülle herrscht gegenwärtig wohl keine Meinungsverschiedenheit. Wohl aber sind die Ansichten getheilt, wenn es sich um die Bedeutung der Samenhülle für den keimenden Samen und den sich weiter entwickelnden Embryo handelt. So begegnet man häufig der Anschauung, dass von dem Augenblicke an, in dem der Same in das Stadium der Keimung tritt, die Samenhülle überflüssig wird, oder geradezu ein Hinderniss des Keimungsprocesses bildet. Auch Sachs vertritt in seiner bekannten Abhandlung über die Keimung der Schminkbohne<sup>1)</sup> diese Ansicht. Er betont ausdrück-

<sup>1)</sup> Sachs, Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne, Sitzungsbericht der kais. Akad. d. Wissenschaften, XXXVII. Bd. (1859), pag. 58 ff.



lich, dass sehr viele Keimwurzeln von *Phaseolus multiflorus* verkrüppeln, weil sie sich bei der Durchbohrung der Samenschale beschädigen, und zieht daraus die eben erwähnte Schlussfolgerung.

Wenngleich bei der überwiegenden Mehrzahl anderer Samen eine derartige Verletzung der hervorbrechenden Keimtheile nicht beobachtet werden kann, und überdies durch das häufige Vorkommen von Dehiscenzlinien oder das Auftreten eines Samendeckels der ganze Vorgang oft wesentlich erleichtert wird, so lässt sich doch andererseits nicht leugnen, dass Schwächlinge diese erste Probe einer lebenskräftigen Organisation nur schwer überdauern. Schon hier macht sich die natürliche Zuchtwahl geltend und verwehrt denselben die Betheiligung an dem nunmehr beginnenden Kampfe um's Dasein. Damit ist aber noch nicht gesagt, dass auch die kräftigeren Keimpflänzchen keinen fördernden Einfluss der Samenschale erfahren, ja vielleicht schon erfahren haben, bevor noch die Hülle durchbrochen ist. Auch in dieser Hinsicht gibt Sachs eine Andeutung. Er findet, dass weisse Samen von *Ph. multiflorus* schwerer keimen als gefärbte und führt als mögliche Ursache dieser Erscheinung den Gerbstoff an, welcher in den Samenschalen gefärbter Varietäten stets auftritt. Derselbe dürfte den Sauerstoff der atmosphärischen Luft ozonisiren und für die Keimung activer machen. — Einen viel allgemeiner fördernden Einfluss schreibt Nobbe<sup>1)</sup> den Samenschalen zu, wenn er denselben auch nur rücksichtlich der Quellungserscheinungen eingehender bespricht.

Es lässt sich in der That eine beträchtliche Anzahl von Thatsachen und Erscheinungen namhaft machen, welche unzweifelhaft darthun, dass die Samenhülle als ein sehr wichtiges Schutzmittel des keimenden Samens zu betrachten ist. Es gilt eben auch hier der Ausspruch Nägeli's<sup>2)</sup>: „Viele Organisationsverhältnisse stellen sich zwar in gewissen Beziehungen als unvortheilhaft dar; sie sind aber unentbehrlich, weil sie sich in anderer Beziehung als nothwendige Bedingung der Existenz erweisen.“

<sup>1)</sup> Handbuch der Samenkunde, 1876, p. 69 ff.

<sup>2)</sup> Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, 1865, p. 18.



Die Organe, um welche es sich hier handelt, können, wie schon oben erwähnt wurde, in morphologischer Beziehung ganz verschiedenartig sein. So wünschenswerth es nun wäre, eine von gemeinsamen, anatomisch-physiologischen Gesichtspunkten ausgehende Erörterung ihres so verschiedenartigen Baues den nachfolgenden Auseinandersetzungen vorzuschicken, so sind doch die hierzu unumgänglich nothwendigen Vorarbeiten noch lange nicht so weit gediehen, um eine solche Absicht mit Erfolg durchführen zu können. Was die echten Samenschalen anlangt, so hat allerdings Nobbe<sup>1)</sup> die einzelnen Zellschichten derselben unter den physiologischen Gesichtspunkt zu bringen gesucht und darnach auch eingetheilt; er unterscheidet nämlich folgende Zonen: 1. die Hartschicht, 2. die Quellschicht, 3. die Pigmentschicht, 4. die Stickstoffschicht und 5. anderweitige Elemente der Samenhaut. Allein schon Lohde<sup>2)</sup> hat auf das Unthunliche einer solchen Terminologie hingewiesen, da sie ja nur für die complicirter gebauten Samenschalen Geltung hätte, und die einfacher gebauten ganz unberücksichtigt liesse. Man darf noch hinzufügen, dass eine solche Eintheilungsweise die genauere Kenntniss der physiologischen Function jeder einzelnen Schichte zur Voraussetzung hat, woran es eben bis jetzt noch mangelt. — Hinsichtlich des Baues der als Samenhüllen fungirenden Pericarprien ist eine derartige Eintheilung noch nicht versucht worden. G. Kraus, dem wir bekanntlich eine ausführliche Arbeit „über den Bau trockener Pericarprien“<sup>3)</sup> verdanken, unterscheidet an denselben die äussere und innere Epidermis, das Parenchym und die Hartschicht, welch' letztere vorzugsweise dazu bestimmt sein dürfte, „dem Pericarp die für den Samenschutz nöthige Festigkeit und Steifheit zu verleihen.“ — Ueber die Gramineenspelzen endlich, welche hier ebenfalls in Betracht kommen, hat v. Höhnelt<sup>4)</sup> vergleichende Untersuchungen angestellt. Eine Hartschicht

<sup>1)</sup> l. c. p. 73.

<sup>2)</sup> Ueber die Entwicklungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen, 1874, p. 11.

<sup>3)</sup> In Pringsheim's Jahrbuch f. wissensch. Botanik. V. Bd. p. 83 ff.

<sup>4)</sup> Vergleichende Untersuchungen der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehung zum Hypoderma, Wissensch.-prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgegeben von Friedrich Haberlandt, I. Bd. 1875, p. 162 ff.



fehlt hier, doch ist für die Festigkeit der Spelzen durch andere Einrichtungen gesorgt.

Im Uebrigen muss ich mich mit dem blossen Hinweise auf die den anatomischen Bau der Samenhüllen betreffenden Einzelarbeiten von Schleiden und Vogel, Hofmeister, Cramer, Lohde, Sempołowski, G. Kraus, Magnus, Schröder, Kudelka, Fickel, v. Höhnel, mir selbst u. v. A. begnügen.

Das Erste, was nun erörtert werden soll, ist der Einfluss der Samenhülle auf das Anquellen der Samen. Wie immer auch dieselbe gebaut sein mag, in allen Fällen verzögert sie die Wasseraufnahme seitens des Embryo und seiner Reservestoffbehälter und in Folge dessen auch den Keimungsprocess. Der ganze Same kann dabei immerhin, namentlich wenn Quellschichten vorhanden sind, oder die von Wasser durchtränkte Testa sich faltet, das Wasser rascher aufnehmen, als der entschälte Same; das Anquellen des Embryo und seiner Reservestoffbehälter, worauf es bei der Einleitung des Keimungsactes allein ankommt, wird aber dadurch nicht wesentlich beschleunigt, sondern blos sichergestellt und vor Unterbrechungen möglichst bewahrt.

Ich unterlasse es, das Gesagte mit längeren Zahlenreihen zu belegen. Nur ein Beispiel sei hier mitgetheilt. Je drei Samen von *Vicia faba*, die einen mit, die anderen ohne Samenschale, wurden in destillirtes Wasser von 18° C. gebracht und quellen gelassen. Das Anfangsgewicht der ersteren war = 4.410 Gr., das der letzteren = 4.293 Gr.

Die Gewichtszunahme betrug bei		
	den ungeschälten S.	den geschälten S.
nach 12 St.	2.460 Gr. d. s. 55.7 %	3.577 Gr. d. s. 83.4 %
„ 24 St.	3.732 „ „ 84.5 %	3.677 „ „ 85.6 %
„ 36 St.	3.931 „ „ 89.1 %	Keine Zunahme mehr.

Die von der Samenschale befreiten Bohnen hatten also schon nach zwölf Stunden beinahe das Maximum der Gewichtszunahme erreicht, die unverletzten dagegen in derselben Zeit erst etwas über  $\frac{3}{5}$  der Gesamtaufnahme. Diese letztere beträgt bei den nicht geschälten Samen um 4.5 % mehr als bei den geschäl-



ten, was wohl hauptsächlich auf Rechnung der mit einer wohl ausgebildeten Quellschicht versehenen Testa zu setzen ist.

An dieser Verzögerung des Quellungsprocesses betheiligt sich in erster Linie die Hartschicht der Samenhülle. Auch gewisse, Farbstoff führende oder korkähnliche Schichten sind oft schwer imbibitionsfähig. An der Oberfläche des Samens verhindert häufig eine stark ausgebildete Cuticula, wie z. B. bei vielen Leguminosen, oder ein feiner Haarüberzug, wie bei den Früchten der Sonnenblume, die sofortige Benetzung.

Der Vorthail, welcher dem Samen aus diesem verlangsamten und erschwerten Anquellen erwächst, ist nicht gering anzuschlagen. Es kann derart nicht jeder unbedeutende Regenfall das Keimen des Samens herbeiführen, dem dann in kürzester Zeit das Austrocknen folgen würde. Die Keimpflanze ist ohnedies in den meisten Fällen der Gefahr wiederholter Austrocknung zu sehr ausgesetzt, als dass nicht jede Einrichtung, welche mit dem raschen und leichten Anquellen der Samen zugleich das oftmalige Austrocknen hintanhält, zum Schutze des Keimlings diene.

Andererseits wirken aber gewisse Eigenthümlichkeiten des Baues der Samenhüllen auch dahin, dass das Anquellen der Samen nicht gar zu lange auf sich warten lässt. Fast immer macht sich an jener Stelle, wo der Same mit der Mutterpflanze organisch verbunden war, ein mehr lockerer Bau der Testa oder der Fruchtschale geltend. Die Continuität der einzelnen Schichten wird unterbrochen, und häufig ist es ein mit weiten Intercellularräumen versehenes Sternparenchymgewebe, welches den Eintritt des Wassers auf capillarem Wege vermittelt. Man findet dasselbe sowohl bei Monokotylen als bei Dikotylen und in den verschiedensten Familien vor. Besonders schön entwickelt ist es bei *Zea Mais*, *Cucurbita* und den Leguminosen. Die Samen der letzteren weisen zwar auch am Hilum die charakteristische Palisadenschichte auf, sogar in doppelter Lage, doch lassen die in der Mittellinie des Hilums sich verkürzenden Zellen eine schmale Längsspalte frei, unter welcher das von reichlichem Sternparenchym umgebene Gefässbündel des Hilums verläuft. Auch durch die Mikropyle findet das Wasser leicht Zutritt.

Ich will nun einige Versuche mittheilen, welche den Ein-



fluss des Hilums auf die Schnelligkeit der Wasseraufnahme beim Quellen zu bestimmen hatten.

Eine Schminkbohne (*Ph. multiflorus*) wurde in destilliertem Wasser von 16° C. so aufgehängt, dass der Nabel nicht benetzt wurde (A). Eine zweite Bohne tauchte man dagegen ganz unter (B). Erstere wog 1·942 Gr., letztere 2·112 Gr. Die Gewichtszunahme betrug in Procenten des Anfangsgewichtes bei

	A	B
nach 1 St.	0·3 %	5·09 %
„ 2 „	0·97 %	12·78 %
„ 3 „	2·51 %	24·14 %

Die Mengen des aufgenommenen Wassers (A:B) verhalten sich also nach 1 St. wie 1 : 16·9

„ 2 St. „ 1 : 13·2

„ 3 St. „ 1 : 9·6.

Der Unterschied ist hier demnach ein sehr auffälliger. Er kommt hauptsächlich durch die schwere Benetzbarkeit der Samen zu Stande.

Ein gleicher Versuch wurde mit den leicht und rasch anquellenden Samen von *Cucurbita Pepo* durchgeführt. Drei derselben hing man mittelst Drahtes vertikal so auf, dass bloß das Nabelende in Wasser tauchte (B). Drei andere wurden in umgekehrter Lage ebenso tief in das Wasser gesenkt (A). Das Anfangsgewicht von A betrug 0·853 Gr., von B 0·835 Gr. Aus Nachstehendem ersieht man die Gewichtszunahmen in Procenten des Anfangsgewichtes:

	A	B	Differenz
Nach 1 St.....	36·5 % ....	42·9 % ....	6·4 %
„ 2 St.....	44·5 „ ....	53·8 „ ....	9·3 „
„ 3 St.....	48·6 „ ....	57·6 „ ....	9·0 „
„ 6 St.....	56·9 „ ....	64·4 „ ....	7·5 „
„ 24 St.....	72·0 „ ....	75·1 „ ....	3·1 „
„ 48 St.....	78·8 „ ....	80·7 „ ....	1·9 „

Der Unterschied ist hier viel weniger auffallend. Er erreicht sein Maximum mit 9·3 % nach der 2. Stunde und wird dann allmählig kleiner, bis er nach 48 Stunden kaum mehr 2 % beträgt.



Einen dritten Versuch endlich nahm ich in der Weise vor, dass ich hundert Samen von *Phaseolus vulgaris*, und zwar einer kleinen, weissamigen Varietät, am Hilum und an der Mikropyle mit Asphaltlack verschloss (A) und an weiteren hundert Samen die Asphaltfleckchen seitlich anbrachte (B). Beide Partien wurden nun quellen gelassen und die vollständig angequollenen Samen nach 6, 12 und später nach je 24 Stunden abgezählt und entfernt; ihre Anzahl betrug:

Nach	6 St.	12 St.	1 T.	2 T.	3 T.	4 T.	5 T.	6 T.	7 T.	8 T.	9 T.	10 T.	11 T.	12 T.
bei A	39	21	11	10	4	2	1	2	3	2	2	1	1	1
„ B	73	13	10	2	1	0	0	0	0	0	1	—	—	—

Die durchschnittliche Quellungsdauer belief sich demnach bei der ersteren Partie auf ungefähr 42 Stunden, bei der letzteren dagegen auf blos 12 Stunden.

In einer sehr merkwürdigen Weise wird das Hilum in seiner soeben geschilderten physiologischen Function bei der Gattung *Canna* ersetzt. Die Samen dieses Genus sind ungefähr erbsengross und besitzen eine dunkelrothbraune, bisweilen fast schwarze Samenschale. Dieselbe ist von einer ausserordentlichen Härte und Festigkeit. Nach aussen begrenzt sie eine mächtig entwickelte Pallisadenschicht, deren Zelllumina sich nicht wie bei der Testa der Leguminosen in der unteren Hälfte schlauchförmig erweitern, sondern, abgesehen von einer kleinen knopfartigen Anschwellung am unteren Ende, durchaus spaltenförmig sind. Nach dieser folgt eine aus 5—6 Zelllagen bestehende Sklerenchymschichte, welche gleichfalls ein sehr dichtes Gefüge zeigt, und darunter vermitteln einige tangential gestreckte Zellreihen den Uebergang zur Farbstoffschichte. Am Hilum, welches etwas lichter gefärbt ist, zeigt die Samenschale genau denselben Bau. Dicht daneben ist ein ganz kleiner, halbmondförmiger Spalt bemerkbar, die frühere Mikropyle.

Schon mit freiem Auge nimmt man an der Oberfläche der Testa eine ganz feine Punktirung wahr. Es hat fast den Anschein, als wenn sie von einer Unzahl der feinsten Nadelstiche übersät wäre. Unter dem Mikroskope bemerkt man nun, dass



jedes dieser winzigen Grübchen einer Spaltöffnung entspricht <sup>1)</sup>. An Querschnitten der Samenschale lässt sich darunter eine die ganze Pallisadenschichte durchsetzende verkehrt trichterförmige „Athemhöhle“ wahrnehmen, die nach unten bis in die Sklerenchymschicht reicht und sich hier ansehnlich erweitert. Am Hilum fehlen die Spaltöffnungen selbstverständlich. Sonst sind sie ganz gleichmässig über die Oberfläche des Samens vertheilt. Bei *Canna maculata* Lk. kommen ihrer 6 auf einen Quadratmillimeter, woraus sich die Gesamtanzahl der Spaltöffnungen eines Samens (wenn man letzteren als Kugel mit dem Radius = 3 Mm. ansieht) auf ungefähr 650—700 berechnet.

Dies sind nun die Canäle, durch welche der langsam quellende Cannasame das Wasser aufnimmt. Wir sehen hier die Spaltöffnungen eine Rolle spielen, welche von ihren gewöhnlichen Aufgaben ganz abweicht: sie treten in eine unmittelbare Beziehung zum Quellprocess der Samen.

Ein Analogon zu *Canna* bilden nach Schleiden die Früchte von *Nelumbium speciosum*.

Nachdem wir nun einige, das Anquellen des Samens beschleunigende oder überhaupt erst ermöglichende Einrichtungen kennen gelernt, bleibt uns noch der Einfluss der sogenannten Quellschichten mancher Samenhüllen zu besprechen übrig. Dieselben können bekanntlich aus der Epidermis der Samenschale oder des Pericarps hervorgehen, sie können aber auch an ihrer Innenfläche auftreten. So ist bei vielen Leguminosen das rudimentäre Endosperm zu einer Quellschicht umgewandelt. Es lässt sich physiologisch überhaupt kein strenger Unterschied ziehen zwischen den auch anatomisch ausgezeichneten „Quellschichten“ der Samenhüllen und den gewöhnlich gleichfalls stark quellungsfähigen Zellmembranen der eigentlichen Reservestoffbehälter. — Ihre Hauptaufgabe besteht, wie schon oben betont wurde, nicht so sehr in einer Beschleunigung des Quellungsprocesses, als vielmehr in der Sicherstellung desselben. Sie bewirken, dass das Anquellen des Embryo und das Durchtränktwerden der

<sup>1)</sup> Es ist dies eine Entdeckung Schleiden's; vergl. M. J. Schleiden und Th. Vogel „Ueber das Albumen, insbesondere der Leguminosen“, in den N. A. der Leop.-Car. Academie, 1838, Taf. XI, Fig. 9.



Reservestoffbehälter möglichst gleichmässig und ununterbrochen verläuft, sie schützen vor Austrocknung und verlangsamen dieselbe. Wie ansehnlich die Wassermengen sind, welche die Quellschichten in sich aufzuspeichern vermögen, lehrt folgender Versuch. Je hundert lufttrockene Samen von *Linum usitatissimum*, *Salvia pratensis* und *Plantago Cynops* wurden, nachdem sie genau abgewogen waren, zwischen nasses Filterpapier gebracht und nach einer Stunde wieder gewogen. Die Gewichtszunahme ersieht man aus folgender Tabelle:

	<i>Linum usitat.</i>	<i>Salvia prat.</i>	<i>Plantago Cynops</i>
Anfangsgewicht . . . . .	1·048 Gr.	0·118 Gr.	0·145 Gr.
Gewicht d. angequollenen			
Samen nach 1 Stunde	2·070	0·370	0·730
Die Gewichte verhalten			
sich daher wie:	1 : 2	1 : 3·2	1 : 5.

Ich muss hierzu noch bemerken, dass diese Zahlen jedenfalls etwas geringer ausfielen, als der thatsächlichen Gewichtszunahme entspricht. Es liess sich nämlich bei der Entfernung der angequollenen Samen vom Fliesspapier nicht vermeiden, dass ein kleiner Theil der Gallerte an demselben haften blieb.

In ähnlicher Weise wie die Quellschicht der Samenhüllen fungirt wohl unter Umständen auch das Fruchtfleisch der Beeren und anderer Früchte. Die Vögel machen wohl niemals reinen Tisch, auch gibt es Pflanzen, deren wenngleich saftige Früchte ihnen sicherlich nicht zusagen. In solchen Fällen dient das Fruchtfleisch als Wasserreservoir, welches bisweilen selbst das Keimen der Samen herbeiführen kann. Bei *Viscum album* ist dies sehr häufig zu beobachten.

Bei der Besprechung des Einflusses der Samenhülle auf den Quellungsprocess darf auch die „Quellungsunfähigkeit“ mancher Samen nicht übergangen werden. Es ist eine den Landwirthen schon längst bekannte Thatsache, dass der Kleesame häufig zu ganz beträchtlichen Procentantheilen quellungsunfähig ist. Auch bei anderen Leguminosen, bei *Melilotus*, *Medicago*, *Lupinus perennis* und *luteus*, *Vicia cracca*, *Ceratonia siliqua* etc., ferner bei den gleichfalls mit einer mächtigen Pallisadenschicht versehenen Samen der Cannaceen und Malvaceen tritt diese Erschei-



nung häufig auf. Ihre Ursache liegt meistens in der Beschaffenheit der Testa, speciell der Pallisadenschichte. Verletzt man diese, so erfolgt in kürzester Zeit das Anquellen des Samens. Höhnel<sup>1)</sup> nimmt an, dass die Wandungen der Pallisadenzellen bei den quellungsunfähigen Samen der Leguminosen „eine eigenthümliche Modification eingegangen sind, die sich chemisch durch die Gelbfärbung mit Schwefelsäure und Jod, und physikalisch durch grosse Härte und Festigkeit, sowie den Widerstand kennzeichnet, den sie dem Eindringen von Wasser entgegensetzt“. Derselbe Experimentator fand ferner, dass die quellungsunfähigen Samen von *Lupinus perennis*, *Medicago sativa* und *Trifolium pratense* absolut leichter, specifisch schwerer und daher kleiner sind, als die leicht quellungsfähigen. Für *Lupinus perennis* constatirte er auch einen etwas grösseren Aschen- und Kieselsäuregehalt der Testa.

Man darf sich nicht vorstellen, dass der Gegensatz, um welchen es sich hier handelt, ein ganz unvermittelter sei; vielmehr hat man es hier nur mit den beiden Extremen der Zeitdauer zu thun, welche die Samen zu ihrem Anquellen erfordern. Zwischen diesen Extremen gibt es zahlreiche Mittelstufen, und von absolut quellungsunfähigen Samen kann überhaupt nicht die Rede sein. Es erhellt dies sehr schön aus zahlreichen von Nobbe<sup>2)</sup> angestellten Keimungsversuchen, dem wir auch noch manche andere interessante Beobachtung über diesen Gegenstand verdanken. Einen dieser Versuche, welcher mit Samen von *Robinia pseudo-acacia* durch 2 Jahre 8 Monate fortgesetzt wurde, und auch jetzt noch nicht abgeschlossen ist, will ich an dieser Stelle mittheilen.

Am 13. April wurden je 400 Körner eines aus Darmstadt (A) und eines aus Miltenberg (B) bezogenen Robiniensamens in Wasser gelegt, und am 15. April je 200 in den Keimapparat, 200 in Fliesspapier übertragen. Es keimten:

<sup>1)</sup> „Ueber die Ursache der Quellungsunfähigkeit von Leguminosensamen etc.“, Wissenschaftl.-prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgegeben von Friedr. Haberlandt, I. Bd. p. 80 ff.

<sup>2)</sup> F. Nobbe und H. Hänlein, Ueber die Resistenz von Samen gegen die äusseren Factoren der Keimung, Landw. Versuchsstat., 1877, H. 1, p. 71 ff.



bis	zum	1874				1875			1876			Tage.	Zus.	Proc.
		10.	29.	152.	260.	341.	462.	605.	769.	853.	1012.			
A		71	27	20	8	10	5	3	1	3	2		150	37.5
B		117	26	24	8	2	10	4	2	5	3		201	50

Verfault waren bis zum 1012. Tage von A 33, von B 35 Proc. Aehnliche Resultate erhielt Nobbe für eine grosse Anzahl verschiedener Unkrautsamen, woraus er folgert, dass die hier zu erörternde Eigenthümlichkeit eine viel allgemeiner verbreitete Erscheinung ist, als man anfänglich vermuthete.

Die Vorthelle, welche eine solche Einrichtung — wir wollen sie mit dem Ausdrucke *Asymblastie*<sup>1)</sup> bezeichnen — für das Pflanzenleben mit sich bringt, treffen zwar nur theilweise den Keimling, doch sollen sie hier des Zusammenhanges wegen vollständig geschildert werden.

Schon Höhnel<sup>2)</sup> hat in Kürze auf die Beziehungen des rascheren oder langsameren Anquellens zur Keimfähigkeit der Samen hingewiesen. Ueber die Art derselben herrscht kein Zweifel. Die äusseren Einflüsse, welche für die Dauer der Keimfähigkeit entscheidend sind, bestehen, wie schon früher hervorgehoben und durch den Keimungsversuch mit Hanfsamen gezeigt wurde, hauptsächlich in dem mehr oder minder vollständigen Zutritt der atmosphärischen Luft, in ihrem wechselnden Feuchtigkeitsgehalte. Dass nun eine Samenschale, welche sich einer anderen gegenüber durch ihre ausserordentliche Resistenz beim Quellungsprocesse auszeichnet, schon früher die beiden vorhin genannten äusseren Factoren in einem höheren Masse unwirksam gemacht haben dürfte, als die Testa eines leicht quellungsfähigen Samens derselben Art, dies kann wohl nicht bestritten werden. Mit anderen Worten: Je schwerer quellbar ein Same ist, desto länger behält er unter sonst gleichen Umständen seine Keimfähigkeit; vorausgesetzt, dass die Ursache der schweren Quellbarkeit in der Samenschale liegt. Höhnel hat die Richtigkeit dieses Satzes für die Samen von *Lupinus luteus* und *Vicia cracca* auch experimentell dargethan. Auch die Thatsache, dass Samen, welche Jahrhunderte hindurch geschlummert, ihre Keim-

<sup>1)</sup> βλαστάνειν (Stamm: βλαστ) keimen.

<sup>2)</sup> l. c. p. 87.



kraft dabei doch nicht einbüßten, wird derart dem Verständniss um Vieles näher gerückt.

Derjenige Same, dessen einzelne Individuen nach verschiedenen Zeiträumen anquellen und keimen, wird bis zu einer bestimmten Grenze in einem jeden der aufeinander folgenden Jahrgänge eine bestimmte Anzahl von Keimpflanzen liefern, oder, was dasselbe ist, durch die Keimpflanzen jeder einzelnen Vegetationsperiode werden Samenkörner verschiedener Jahrgänge vertreten sein. Wie vortheilhaft eine solche Einrichtung mit Rücksicht auf die natürliche Zuchtwahl sein muss, liegt auf der Hand: Das ihr zu Gebote stehende Material ist ein viel mannigfaltigeres, und der Erfolg demnach gesicherter. Dazu kommt der unschätzbare Vortheil der Kreuzung von Pflanzen, deren Elterngenerationen verschiedenen Jahrgängen angehörten. Gerade mit Rücksicht auf die vorletzte Publication Darwin's <sup>1)</sup> gewinnt die Erscheinung der Asymblastie ein erhöhtes Interesse. Ich muss mir das Eingehen auf diesen Gegenstand versagen, da derselbe bereits ausserhalb des Bereiches unseres Themas liegt. Nur das Eine will ich noch betonen, dass die Quellungsunfähigkeit der Samen so manchen Keimling oft durch lange Zeiten, Jahrzehnte, vielleicht Jahrhunderte hindurch, dem Kampfe um's Dasein entrückt, und ihm so über Zeiträume hinweghilft, die möglicherweise der Erhaltung der betreffenden Species sehr ungünstig waren. Gewiss sorgt die Natur auch auf die Weise für die Erhaltung der Pflanzenarten.

Hinsichtlich des Einflusses der Samenhüllen auf das Austrocknen gequollener oder keimender Samen darf ich mich ganz kurz fassen. Die Verzögerung, welche dasselbe durch die Samenhülle erleidet, hängt natürlich ganz von dem anatomischen Bau der letzteren ab und ist der Erhaltung der Keimfähigkeit des Samens offenbar günstig. Lässt man beispielsweise gequollene Samen von *Phaseolus vulgaris* mit und ohne Samenschale bei 20° C. austrocknen, so findet man, dass der Gewichtsverlust in den ersten 12—15 Stunden für beide Fälle so ziem-

<sup>1)</sup> Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Aus dem Engl. übersetzt von V. Carus, Stuttgart 1877. Vgl. hierzu p. 430 dieses Werkes.



lich derselbe ist; erst wenn der Wassergehalt auf 30—40 % herabgesunken, macht sich Einfluss der Samenschale deutlich bemerkbar, so dass nach 3mal 12 Stunden der entschälte Same nur noch ca. 2 %, der ungeschälte noch 10—12 % Wasser enthält. Luftrockenheit tritt in ersterem Falle schon nach drei Tagen, in letzterem aber erst nach einer Woche ein.

Als ein indirectes Schutzmittel der Keimpflanze erweist sich die Samenhülle dadurch, dass sie den osmotischen Austritt von Nährstoffen aus quellenden und keimenden Samen in mehr oder minder ausgiebiger Weise verhindert. Auch hier wird es von dem morphologischen Bau der Samenhüllen, der Natur und den Löslichkeitsverhältnissen der Reservestoffe und schliesslich von der Grösse des Samens abhängen, ob der gedachte Einfluss der Samenhülle thatsächlich von Bedeutung ist oder nicht.

Es sei mir gestattet, zwei diesbezügliche Beispiele mitzutheilen.

Der Versuch wurde mit den Samen von *Pisum sativum* und den bespelzten Früchten von *Avena sativa* in der Weise durchgeführt, dass ich zunächst von jeder Samenart zwei Partien (A und B) genau abwog, sodann die Samenschalen und Spelzen der einen Partie (B) mit dem Skalpell vorsichtig abschälte. Das Gewicht dieser letzteren wurde nun ebenfalls bestimmt. Die unverletzten sowohl wie die geschälten Samen wurden dann mittelst einer Injections-Luftpumpe mit Wasser injicirt, damit einerseits die Lösung und das Austreten von Nährstoffen gleichzeitig beginnen und andererseits durch Entfernung der in den Samen vorhandenen atmosphärischen Luft kein das Versuchsergebniss beeinflussender Substanzverlust in Folge eintretender Keimung stattfinden könne. Beide Partien liess ich nun sammt den abgelösten Samenschalen und Spelzen anquellen und zwar in vier mit destillirtem und vorher ausgekochtem Wasser gefüllten Gläsern, welche je 35 Cub. Cm. fassten und mit Glasstöpseln wohl verschliessbar waren. Die Temperatur des Versuchsräumes schwankte zwischen 16—18° C. Nach Ablauf von 24 Stunden wurde der Versuch unterbrochen und die Samen bei 100° C. getrocknet. Nachstehende Tabelle enthält die Anfangs- und Endgewichte derselben.



	A (5 Samen)		B (15 Körner)	
	Anfg.	Endg.	Anfg.	Endg.
<i>Pisum sativum</i>	1·084	0·952	1·078	0·928
<i>Avena sativa</i>	0·586	0·515	0·530	0·459.

Der Feuchtigkeitsgehalt der lufttrockenen Samen und Früchte betrug zu Anfang des Versuches für *Pisum sat.* 8·37 %, für *Av. sativa* 9·43 %. Der eigentliche Substanzverlust berechnet sich daher, ausgedrückt in Procenten des Trockengewichtes, bei

	A	B
<i>Pisum sativum</i>	auf 3·41 %	6·47 %
<i>Avena sativa</i>	„ 2·68 „	3·96 „

Die entschälten Erbsen verloren also fast um das Doppelte, die entspelzten Haferkörner um ein Drittel mehr an Trockensubstanz, als die unversehrten Partien.

Für die Samen und Früchte der Sumpf- und Wasserpflanzen, ferner jene Samenindividuen der Landpflanzen, welche durch strömendes Wasser verbreitet werden, fällt die biologische Bedeutung der soeben geschilderten Function der Samenhülle sehr in's Gewicht. Fast scheint es, als ob Treviranus hieran gedacht habe, als er es in seiner „Physiologie der Gewächse“ (II. B. p. 592) für bemerkenswerth fand, dass unter den Dikotyledonen namentlich die Wasserpflanzen, *Nymphaea*, *Euryale*, *Trapa* etc., ihre „Häute“ beim Keimungsvorgange intact erhalten, „indem sie dem Embryo durch die Nabelöffnung einen Ausgang gewähren.“ Die besprochene Leistung der Samenschale wird endlich auch all' denjenigen Keimpflänzchen zu gute kommen, deren Reservestoffbehälter im feuchten Erdreich ganz allmählig entleert werden.

Bei den Samen von *Soja hispida* Mönch, einer in Ostasien vielgebauten Leguminose, hält die Testa die Nährstoffe auch noch in einem anderen, buchstäblichen Sinne zusammen. Lässt man nämlich entschälte Sojabohnen anquellen, so zeigt sich, dass anfänglich am Rande der aleuronhäftigen Kotylen einzelne Gewebstreifen sich loslösen und losblättern, bald aber auch an vielen anderen Stellen der Keimblattoberfläche eine förmliche Zerbröckelung des Gewebes eintritt. Bei einzelnen Varietäten sind es vornehmlich die der Insertionsstelle des Keimblattes benachbarten Partien desselben, in welchen Querspaltungen auf-



treten; die Kotylen erscheinen wie abgebrochen. Gleichzeitig trübt sich das Quellungswasser und wird in Folge der Emulsion des aus den zerrissenen Zellen austretenden fetten Oeles fast milchig. Eine Isolirung der Keimblattparenchymzellen, hervorgerufen durch die etwaige Löslichkeit der primären Zellmembranen in Wasser, findet nicht statt. Untersucht man die Bruchflächen an darauf senkrecht geführten Schnitten unter dem Mikroskope, so findet man am Rande abwechselnd bald unverletzte, bald zerrissene Zellen vor, und gleichzeitig fällt Einem die grosse Zartheit der fast unverdickten Zellmembranen auf. Die ganze Erscheinung ist demnach hauptsächlich auf Spannungsdifferenzen zurückzuführen, welche sich im Gewebe der anquellenden Keimblätter einstellen, und denen die ausnehmend zarten Zellwänden nicht widerstehen können. Sie unterbleibt aber, wenn man die Sojabohnen vorher in heissem Wasser gekocht hat: die Zellwände sind resistenter geworden. Lässt man ungeschälte Bohnen in feuchter Erde keimen, so treten die Kotyledonen ganz intact aus der Samenschale hervor, ergrünen sehr lebhaft und werden zu den ersten Laubblättern des Pflänzchens. Es ist mir nicht zweifelhaft, dass es lediglich dem durch die Samenschale verursachten langsameren Anquellen der Keimblätter verbunden mit dem Gegendrucke, welchen die Testa auf die sich sonst losblätternden Gewebspartien des Samens ausübt, zuzuschreiben ist, wenn die Keimblätter das Erdreich unverseht verlassen.

Versuche über das Keimen entschälter Samen hat man bereits im vorigen Jahrhundert angestellt. Dieselben sind seit Du Hamel oftmals wiederholt worden, doch gelangte man zu nicht sehr übereinstimmenden Resultaten. Du Hamel selbst gibt an, dass die ihrer Schale beraubten Samenkörner sich nur selten entwickeln und meistens elende, krüppelhafte Pflanzen bilden. Andere wieder constatirten bloß eine Verlangsamung der Keimung, wie Lefebure bei Rettigsamen, oder selbst gar keine Benachtheiligung der keimenden Pflänzchen, wie beispielshalber Gleichen bei *Pisum sativum*.<sup>1)</sup>

Ich habe mit der gem. Erbse zwei Versuche durchgeführt.

<sup>1)</sup> Ich citire hier nach den Angaben von Treviranus, l. c. p. 587.



Den ersten im März bei 12—18° C. in Gartentöpfen, den zweiten im Juni auf freiem, besonntem Lande. Jedesmal gelangten 10 unverletzte und ebenso viele entschälte Samen zur Aussaat. Das erstemal wurde die Erde ziemlich stark feucht gehalten, beim zweiten Versuche wurde das betreffende Beet tagtäglich in der Frühe mässig begossen. Der Unterschied in den Versuchsergebnissen war höchst auffällig. Während die unentschälten Erbsen in beiden Fällen schön keimten, lieferten die geschälten Samen bloß das zweitemal durchaus normal entwickelte, gesunde Pflänzchen. Beim ersten Versuche aber durchbrach nicht ein einziges den Boden. Als ich dieselben nach drei Wochen ausgrub, waren die Kotyledonen fast vollständig verfault, ebenso das sonst ziemlich kräftig entwickelte Wurzelsystem; die Plumula aber war ganz verkrüppelt.

Man sieht aus dem Gesagten, dass nur bei sehr günstigen Keimungsbedingungen der Verlust der Samenschale keine üblen Folgen nach sich zieht. Wenn aber die Temperatur unter das Optimum sinkt, und auch die Feuchtigkeitsverhältnisse sich ungünstiger gestalten, so liegt die Gefahr des Zugrundegehens der entschälten Samen sehr nahe.

Ein Versuch, welchen ich mit den Samen von *Phaseolus vulgaris* anstellte, überzeugte mich, dass jener reichliche, ungehinderte Luftzutritt, wie er bei entschälten und in lockerer, feuchter Erde oder zwischen nassem Filterpapier liegenden Samen sich einstellt, den Keimungsprocess namentlich dann in hohem Grade beeinträchtigt, wenn derselbe durch das Austrocknen der Samen wiederholt unterbrochen wird. — Eine grössere Anzahl geschälter und ungeschälter Bohnen wurde zwischen nassem Filterpapier durch 24 Stunden quellen gelassen, dann auf trockenes Papier übertragen und so lange gewartet, bis die Samen vollständig lufttrocken waren, d. h. keinen Gewichtsverlust mehr zeigten. Dann wurden sie wieder zwischen nasses Fliesspapier gebracht, nach 24 Stunden abermals dem Austrocknen preisgegeben und dieses Verfahren noch einigemal wiederholt. Nach jedesmaliger Austrocknung liess ich 10 geschälte und ebenso viele ungeschälte Samen zwischen feuchten Tuchlappen keimen. Es ergab sich dabei, dass die ersteren schon nach zweimaligem Austrocknen



ihre Keimfähigkeit gänzlich verloren hatten. Die Radicula wuchs nicht mehr normal weiter, sondern zeigte krankhafte Nutationen, indem sie sich entweder an der Spitze einrollte; oder nach rückwärts einen Bogen von  $180^{\circ}$  beschrieb, so dass ihre Axe nunmehr in der geraden Verlängerung der Keimblätter zu liegen kam. Diese letzteren waren bräunlich und brüchig geworden und zeigten unverkennbar die Spuren beginnender Zersetzung. Die Missfärbung machte sich nicht nur an der Oberfläche der Kotylen geltend, sondern auch im Innern derselben. Bei den nicht geschälten Bohnen konnte der Keimungsprocess 3—4mal unterbrochen werden, ohne dass ihre Keimfähigkeit dabei Schaden litt. Die Hauptwurzel starb zwar nach zweimaligem Austrocknen ab, doch bildeten sich später aus dem hypokotylen Stengelgliede reichlich Adventivwurzeln. Sehr auffällig war der Unterschied in der Beschaffenheit der Keimblätter. Gegenüber jener bräunlichen Färbung trat hier in Folge normaler Etiolinbildung ein gelblicher Farbenton auf. Auch waren die Kotylen im trockenen Zustande nicht brüchig, sondern ziemlich zähe und mit dem Messer gut schneidbar.

Es ist nicht anzunehmen, dass solche Unterschiede bloß durch das ungleich rasche Anquellen oder Austrocknen der Samen zu Stande kommen. Unzweifelhaft ist es der zu reichliche Luftzutritt, durch welchen bei den geschälten Bohnen der Keimungsprocess schliesslich zu einem Zersetzungsprocesse wird. Wenn sich die von Deherain und Landrin<sup>1)</sup> ausgesprochene Vermuthung, dass die Testa der Samen mehr Stickstoff als Sauerstoff durchlasse, bestätigen sollte, so würde dies mit den hier mitgetheilten Versuchsergebnissen sehr gut stimmen.

Zum Schlusse will ich noch einige Beobachtungen über den Einfluss der Samenschale auf die geotropischen Krümmungen der austretenden Radicula mittheilen.

Die Versuche wurden hauptsächlich mit den Samen verschiedener Varietäten von *Phaseolus vulgaris*<sup>2)</sup> und zum Theile

<sup>1)</sup> Recherches sur la germination, Annales des sciences naturelles Bot. T. XIX, p. 358 ff.

<sup>2)</sup> Es eignen sich hiezu nicht alle Varietäten gleich gut; von vorneherein lässt sich darüber nichts Bestimmtes sagen, und darf man anfänglich Versuche mit unbestimmten Ergebnissen nicht scheuen.



auch mit Pferdebohnen angestellt. Zu den Wachstumsversuchen in feuchter Luft diente mir ein Glaszylinder von 8 Cm. Höhe und 15 Cm. Breite. An seiner Innenfläche waren in einer Höhe von 5 Cm. kleine Korkstückchen mit Siegellack festgeklebt. Die Samen selbst spiesste man auf 4 Cm. lange Messingnadeln und steckte dann die letzteren in den Kork. Es konnten derart die einzelnen Samen mit Leichtigkeit in die gewünschte Lage gebracht werden. Das vorhergängige Einweichen der Samen nahm bei *Ph. vulgaris* 12, bei *Vicia faba* 24 Stunden in Anspruch; es wurde dazu Hochquellwasser verwendet. Die Temperatur, bei welcher das Anquellen erfolgt, ist für das Gelingen des Versuches durchaus nicht gleichgiltig; wenn dieselbe 18—24° C. beträgt, wie dies zur Sommerszeit in den Laboratorien gewöhnlich der Fall ist, so erfahren die Samen schon eine Schädigung; die austretende Radicula führt, wenn auch nicht immer sehr auffällige, krankhafte Nutationsbewegungen aus, welche den Einfluss der Samenschale auf ihre geotropischen Krümmungen meist vollständig verdecken. Die Temperatur des Quellwassers darf deshalb nicht höher steigen, als bis auf 10—15° C. Da dies die gewöhnliche Kellertemperatur ist, so kann diese Bedingung auch im Sommer leicht erfüllt werden. Die günstigsten Resultate erzielte ich, wenn die Samen von einem continuirlichen Strahle unseres Hochquellwassers (Temp. 8-9° C.) überrieselt wurden. — Das Loslösen der Samenhülle geschah mit grösster Vorsicht und stets erst nach erfolgtem Anquellen des Samens. Es wurde dabei der letztere nicht ganz entblösst, sondern nur die Region der Radicula blossgelegt. Nachdem das Gefäss, dessen Boden mehrere Millim. hoch mit Wasser bedeckt war, die zum Versuche bestimmten Samen aufgenommen hatte, wurde es erst mit einigen Lagen durchnässten Filterpapiere und dieses mit einer durchlöcherten, runden Glasplatte bedeckt. Mehrere bis auf den Boden des Gefässes reichende Papierstreifen erhielten jene Lagen stets gleichmässig feucht. Der ganze Apparat wurde schliesslich in den verdunkelten Raum eines Warmkastens gebracht, dessen Temperatur auf jeder beliebigen Höhe constant erhalten werden konnte.

Zu den Wachstumsversuchen in lockerer Erde benützte ich ein kleines Holzkästchen, dessen eine Seitenwand aus Glas war



und sich etwas überneigte. In einer Höhe von 3—4 Cm. wurden die Samen horizontal dicht an die Wand gelegt, so dass die wachsende Wurzel sich an dieselbe anschmiegte und leicht zu beobachten war.

Die Längenmessungen des jungen hypokotylen Stengelgliedes und der Wurzel wurden mittelst eines schmalen Millimeterpapierstreifens vorgenommen. Bei den ungeschälten Bohnen liess sich das obere Ende des Stengels selbstverständlich nur annäherungsweise bestimmen. Nach einiger Uebung geschah dies mit einer für derlei Zwecke hinreichenden Genauigkeit. Zur Bestimmung der Krümmungsradien und der dazu gehörigen Bogengrade, als Mass für die Intensität der Krümmung, benützte ich ein dünnes Glimmerblättchen, in welches je 1 Mm. von einander entfernte concentrische Halbkreise und in Abständen von je  $10^\circ$  auch die Radien eingeritzt waren. Ihre Länge betrug 2—15 Mm. Die in den nachfolgenden kleinen Tabellen angegebenen Krümmungsradien beziehen sich auf Bögen, welche von der Axe des betreffenden Organs gebildet werden. *L* bedeutet überall die Länge dieses letzteren in Millim., *R* den annähernd kleinsten Krümmungsradius, *B* die ungefähre Anzahl der Bogengrade.<sup>1)</sup>

Unter den zahlreichen Versuchen, welche ich anstellte, und deren Ergebniss der Hauptsache nach stets dasselbe war, seien hier blos einige angeführt:

## 1.

*Ph. vulgaris*, kleine weisse Varietät. Lage des Samens: Mediane vertical<sup>2)</sup>, Radicula horizontal, unten. Temp.  $18^\circ$  C. Medium: feuchte Luft.

	Geschält			Ungeschält		
	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>
Nach 3 Tagen	9	5	50	10	2	80
„ 4 „	12	7	40	13	3	80

<sup>1)</sup> Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich ist, befolgte ich im Wesentlichen dieselben Untersuchungsmethoden, welche Sachs in seiner bekannten Abhandlung „Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln“ (Arbeiten des Bot. Instit. in Würzburg, I. Bd. p. 385 ff.) angegeben.

<sup>2)</sup> Unter der Mediane des Samens oder Keimlings verstehe ich mit Sachs jene mit der Berührungsfläche der Kotylen zusammenfallende Ebene, durch welche der Embryo in zwei, wie Bild und Spiegelbild sich verhaltende Hälften getheilt wird.



## 2.

*Ph. vulg.*, mittelgrosse, schwarze Varietät. Lage des Samens und Medium wie vorhin. Temp. 26° C.

	Geschält			Ungeschält		
	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>
Nach 24 Stunden	10	7	50	10	4	70
" 32 "	18	9	40	17	5	60

## 3.

*Ph. vulg.*, grosse, weisse Varietät. Lage des Samens: Mediane horizontal, Radicula seitlich. Temp. 18° C. Medium: feuchte Luft.

	Geschält			Ungeschält		
	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>
Nach 48 Stunden	16	5.5	90	14	3.8	110
" 72 "	27	6.0	70	24	4.5	90

## 4.

*Ph. vulg.*, mittelgrosse, lichtbraune Varietät. Lage des Samens und Medium wie vorhin. Temp. 25° C.

	Geschält			Ungeschält		
	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>
Nach 24 Stunden	10	5	60	—	—	—
" 36 "	—	—	—	10	3	70

## 5.

*Ph. vulg.*, mittelgrosse, weisse Varietät. Lage des Samens wie vorhin. Medium: Lockere Erde. Temp. 20° C.

	Geschält			Ungeschält		
	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>B</i>
Nach 2 Tagen	9	7	50	8	4	70
" 3 "	13	8	60	13	5	80.

Aus all' diesen Angaben erhellt auf das deutlichste, dass die Intensität der geotropischen Krümmung des hypokotylen Stengelgliedes<sup>1)</sup>, sowie der Hauptwurzel —

<sup>1)</sup> Die hypokotyle Axe verhält sich in der ersten Zeit genau so wie eine Wurzel: sie ist positiv geotropisch. Erst später, wenn die Kotylen aus der Erde gehoben werden, zeigt sie negativen Geotropismus. Es ist dies eine interessante Anpassungserscheinung, welche offenbar dem Bedürfniss der Keimpflanze, sich so rasch als möglich im Boden zu befestigen, entsprungen ist. Ausführlicheres hierüber werde ich an einem anderen Orte mittheilen.



in den ersten Tagen der Keimung wenigstens — bei ungeschälten Bohnen eine viel stärkere ist, als bei geschälten. Die auffallenden Unterschiede in der Länge der Krümmungsradien und der Grösse der dazu gehörigen Bogengrade schliessen jeden Zweifel hierüber aus. Wenn man die betreffenden Keimlinge vor sich hat, so genügt übrigens schon ein einziger Blick, um diese Unterschiede sofort wahrzunehmen.

Es fragt sich jetzt nur: auf welche Weise ist dieser die Intensität der geotropischen Krümmung verstärkende Einfluss der Samenschale zu erklären? Nachfolgende Sätze, welche ich der vorhin citirten Abhandlung von Sachs entnehme, sind zur Erklärung der geschilderten Thatsache vollkommen ausreichend.

Der eine <sup>1)</sup> lautet: „Querzonen von gleicher Entwicklungsphase erfahren verschiedene Krümmungen während derselben Zeit, wenn sie mit der Verticalen verschiedene Winkel bilden, und zwar so, dass die Krümmung um so stärker ausfällt, je mehr sich dieser Winkel, den ich allgemein den Ablenkungswinkel nennen will, einem Rechten nähert; ist also der Ablenkungswinkel ein Rechter, so tritt das Maximum der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also die stärkste Krümmung ein.“

Die zweite Stelle <sup>2)</sup> betrifft die Wirkung seitlichen Druckes auf die wachsende Region der Wurzel: „Werden Keimpflanzen von *Pisum*, *Phaseolus*, *Faba*, *Zea* in feuchter Luft so befestigt, dass die 10—30 Mm. lange Wurzel horizontal schwebt und wird dann neben jeder Wurzelspitze eine Stecknadel oder ein Holzstäbchen so befestigt, dass die Wurzel einen merklichen Druck erleidet, so erfolgt gewöhnlich binnen 8—10 Stunden oder später eine Krümmung innerhalb der wachsenden Region, so dass die der Nadel anliegende Stelle concav erscheint....“

Was nun die Anwendung des ersten Satzes anlangt, so ist folgendes zu berücksichtigen: Bei den Papilionaceen durchzieht der Riss der gesprengten Samenschale die Mikropyle, und das ganze Stück der austretenden Radicula von der Insertionsstelle der Kotylen bis zu diesem Risse — ein Stück also, welches in

<sup>1)</sup> l. c. p. 454.

<sup>2)</sup> l. c. p. 437.



seiner Länge der Anfangslänge der Radicula gleichkommt — wird bei horizontaler Lage des Samens an der Abwärtskrümmung verhindert. Die Testa hält es wenigstens einige Zeit hindurch in horizontaler Lage fest. Bei entschälten Samen dagegen senkt sich vermöge der eigenen Schwere schon dieses Stück in einem sehr flachen Bogen gegen die Verticale, und beim Zustandekommen der eigentlichen Krümmung sind also die Ablenkungswinkel verschieden gross. Dort ist es ein rechter, hier ein mehr oder weniger spitzer Winkel, welcher die geotropische Krümmung der wachsenden Radicula in der oben angegebenen Weise beeinflusst.

Das Gesagte gilt natürlich nur für die horizontale Lage des Samens. Von grösserem Belange ist aber der mechanische Reiz, welchen die Samenhülle auf die wachsende Region der Radicula ausübt, und welcher die Intensität ihrer geotropischen Krümmung bei jeder beliebigen Lage des Samens verstärken muss. Mag die ursprüngliche Richtung ihres Austrittes was immer für eine und der Reiz auch anfänglich und an und für sich am ganzen Umfange der wachsenden Region der Wurzel derselbe sein, so wird doch letztere mit der ersten Regung des positiven Geotropismus an ihrer Unterseite stärker an den Rand der Samenschale gepresst als mit der Oberseite, der Reiz also einseitig verstärkt. Es trifft eben schon hier dasjenige zu, was Sachs erst für die Reizungserscheinungen der im Erdreich wachsenden Wurzeln betont hat.<sup>1)</sup> — Wie energisch nun dieser Reiz wirken kann, sieht man besonders deutlich an keimenden Pferdebohnen. Bringt man die angequollenen Samen in feuchte Luft und zwar derart, dass die Mediane des Samens vertical steht, das Hilum seitlich und die horizontale Radicula nach unten zu liegen kommt, so bildet der untere Theil der Samenschale nach ihrer Sprengung eine kleine horizontale Rinne, in welcher die junge Wurzel vor-

---

<sup>1)</sup> l. c. p. 456. „Die in der Erde wachsende Wurzel kann ihre anfangs entstandene Krümmung später nicht abflachen, weil die Erde die entsprechende Bewegung des vorderen Stückes hemmt; es kommt aber, wie es scheint, noch eine andere Krümmungsursache in's Spiel, welche die geotropische Krümmung unterstützt, nämlich die stärkere Reibung, welche die concave Seite der Wurzel an den Erdtheilen erfährt.“



geschoben wird; 2—3 Mm. hinter dem Wurzelende erfolgt dann eine so lebhafte Krümmung derselben, dass sich binnen kurzer Zeit um den Vorderrand jener Rinne nicht selten eine vollkom-

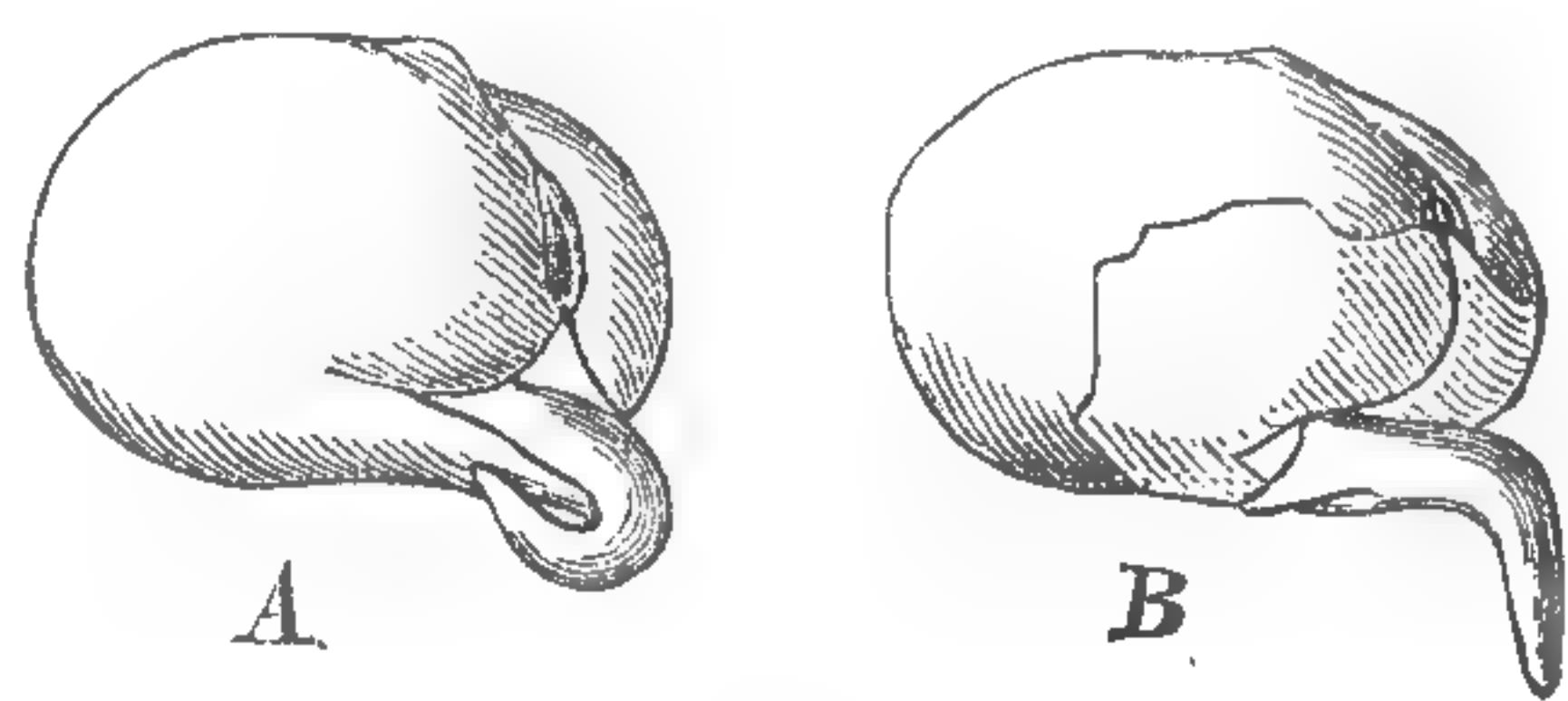


Fig. 1.

In feuchter Luft gezogene Keimlinge von *Vicia faba*; A im unverletzten Zustande, B nach vorübergehender theilweiser Entfernung der Samenschale.

mene Schlinge bildet. Fig. 1 bringt diese Verhältnisse zur Anschauung. A stellt einen ungeschälten, B einen der Testa theilweise beraubten Keimling von *Vicia faba* vor. Die Zeichnung wurde nach dreitägiger Keimungsdauer angefertigt.

Offenbar genau denselben Krümmungsvorgang hat Sachs an keimenden Eicheln beobachtet. Er sagt darüber l. c. p. 404 folgendes: „Eine (der Nutation) ähnliche Erscheinung glaubte ich anfangs bei den keimenden Eicheln zu bemerken, die horizontal auf Sand, Erde oder Sägespänen liegend, ihre austreibende Wurzel nicht sofort senkrecht hinabsenden; vielmehr schmiegt sich dieselbe gewöhnlich der Rundung der Fruchtschale dicht an, um erst später abwärts zu wachsen.“ Sachs lässt jedoch die Frage nach der Ursache dieser Erscheinung unerledigt.

Der Einfachheit wegen habe ich bei der vorstehenden Auseinandersetzung angenommen, dass die Radicula weder hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit gegenüber dem Einflusse der Schwerkraft, noch mit Rücksicht auf ihre Reizbarkeit durch seitlichen Druck, ein bilaterales oder dem bilateralen ähnliches Verhalten zeige. Diese Annahme war um so mehr gestattet, als es sich, falls eine solche Bilateralität wirklich vorhanden sein sollte, doch nur um graduelle Unterschiede in der Empfindlichkeit handeln könnte. — Bei all' denjenigen Samen, deren Gestalt kein Hinderniss bildet, dass dieselben in den verschiedensten Lagen keimen, und deren Samenhülle an und für sich einen allseits ziemlich gleichmässigen Reiz auf die sich krümmende Wurzelregion ausübt, ist eine derartige Bilateralität in hohem Grade unwahrscheinlich, denn hier fehlt eben jede Veranlassung dazu. Mit jenen Samen hingegen, welche plattgedrückt sind, und bei welchen die Durchbruchsstelle der Testa einen durch Dehiscenz gebildeten Spalt vorstellt, liessen sich möglicherweise Versuche anstellen, welche



hinsichtlich der Auffindung des vorhin angedeuteten Verhaltens von Erfolg begleitet wären. So wird z. B. die Radicula des keimenden Kürbissamens immer nur rechts und links von der Medianebene des Keimlings durch Druck gereizt und ist demnach eine erhöhte Empfindlichkeit dieser Seiten nicht unwahrscheinlich. Ebenso wären es bei der natürlichen Aussaat plattgedrückter Samen fast immer nur zwei bestimmte Seiten der Radicula, durch deren beschleunigtes und resp. verzögertes Wachsthum die geotropische Krümmung zu Stande käme. Diese stete Bevorzugung müsste dann zu einer erblichen Steigerung der geotropischen Empfindlichkeit führen. — Man sieht aber auch sofort, dass es sich hier nicht um gewöhnliche Bilateralität handeln würde, sondern dass man es mit kreuzweise orientirten und verschiedenen empfindlichen Partien der Wurzel oder des hypokotylen Stengelgliedes zu thun hätte. —

Die Richtung der aus einem Samen austretenden Radicula wird demnach — wenn ich das Hauptergebniss nochmals kurz zusammenfasse — nicht nur durch das von der Lage des Samens abhängige Mass der geotropischen Ablenkung und durch die Natur des den Keimling umgebenden Mediums<sup>1)</sup> (Luft, Wasser, Erde) bestimmt, sondern ausserdem noch durch die Grösse des mechanischen Reizes, welchen die Samenhülle auf die wachsende Region der Wurzel ausübt. Da aber die Reizbewegung stets im Sinne der geotropischen Krümmung erfolgen muss, so verstärkt sie diese letztere.<sup>2)</sup>

Bei den Vortheilen, welche dem Keimpflänzchen aus einer möglichst raschen Befestigung im Boden erwachsen, ist dem im Vorstehenden erörterten Einfluss der Samenhülle auch eine biologische Bedeutung nicht abzusprechen.

---

<sup>1)</sup> Vgl. Sachs, l. c. p. 444 ff.

<sup>2)</sup> Auf die oben zuerst geschilderte Ursache dieser Verstärkung kann hier, da sie blos für eine gewisse Lage des Samens gilt, nicht Rücksicht genommen werden.



## Zweites Capitel.

---

Doppelte Bedeutung der Reservestoffe für die Keimpflanze. — Bisherige Untersuchungen. — Die Reservestoffe als Schutzmittel. — Beschreibung eines Anbauversuches mit ganzen und halbirten Weizenkörnern; Unterschiede in der Ausbildung und im relativen Chlorophyllgehalte der Pflänzchen. — Sicherste Ausnützung und Unterbringung der Reservestoffe; Beispiele. — Angabe der Ursachen, weshalb die Samen vieler Pflanzen nur wenig Reservestoffe enthalten; die phanerogamen Schmarotzer und Humusbewohner.

Als das wichtigste Schutzmittel des jungen Pflänzchens sind die im Samen aufgespeicherten Reservestoffe anzusehen. Doch hiesse es die biologische Bedeutung derselben einseitig auffassen, wenn man sich nicht vorerst die Frage vorlegte, ob die von der Mutterpflanze dem Keimling mitgegebenen Nähr- und Baustoffe in seiner Entwicklung nicht auch noch eine andere Rolle spielen, als die eines blossen Schutzmittels.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Frage bejaht werden müsse. Selbst der weitest entwickelte Embryo ist noch lange nicht so vollkommen ausgerüstet, dass er unter die Bedingungen der Nährstoffaufnahme und der Assimilation gebracht, sich ohne weiteres selbständig zu ernähren vermöchte. Die hiezu nothwendigen Organe sind sowohl aus anatomischen als auch aus physiologischen Gründen noch nicht functionsfähig und der Keimling müsste unfehlbar zu Grunde gehen, wenn ihm nicht die zur Ausbildung derselben nöthigen Baustoffe in unmittelbar verwendbarer Form zu Gebote stünden. Es kommt hier nicht darauf an, wo diese Baustoffe abgelagert sind. Möglicherweise kann eine ganz ausreichende Menge derselben im Zellgewebe der einzelnen noch unentwickelten Organe des Keimlings selbst dann vorhanden sein, wenn diese Organe sonst nicht als eigentliche „Reservestoffbehälter“ gelten. Aus der Möglichkeit, den vom Endosperm los-



getrennten Embryo eines Roggenkornes zu einem bewurzelten und ergrüntem Pflänzchen heranzuziehen, darf selbstverständlich durchaus nicht gefolgert werden, dass hier die Entwicklung unabhängig von den im Samen aufgespeicherten Nähr- und Baustoffen vor sich ging. Jede Zelle des Embryo enthält eben solche Stoffe in reichlicher Menge.

Bis zur Ausbildung functionsfähiger Wurzeln und Blattorgane und eben behufs dieser Ausbildung sind also die „Reservestoffe“ für das keimende Pflänzchen unumgänglich nothwendig. Der Rest wird Schutzmittel.

Auf diese doppelte Bedeutung der Reservestoffe hat Sachs schon in seiner mehrfach citirten Abhandlung über die Keimung der Schminkbohne hingewiesen <sup>1)</sup>. Er fand, dass, wenn man einem trockenen Keime von *Phaseolus multiflorus* beide Kotyledonen abbricht und ihn dann in feuchte Erde steckt, das Wachsthum desselben nur kurze Zeit hindurch andauert — er erreicht eine Länge von bloß 2 Centimeter — und dass sich dabei nicht einmal die Primordialblätter entfalten; wenn man bloß einen Kotyledon abbricht oder die Bohne in der Mitte quer durchschneidet, ohne die Keimwurzel zu beschädigen, so bleibt die Pflanze zwar klein, doch gesund und wachsthumsfähig. Wird eine derartige Operation an bereits keimenden Bohnen durchgeführt, so macht sich der Effect in sehr verschiedenem Grade geltend, je nach dem Entwicklungszustande, in dem sich der Keimling zur Zeit der Operation befindet; je jünger der Keim, desto störender wirkt sie. Sachs folgert hieraus, dass der Uebertritt der Nahrungsstoffe aus den Kotyledonen in die Pflanze eine verschiedene Bedeutung hat in den ersten und in den letzten Stadien der Keimung; „in den ersten Stadien ist die Pflanze von diesen Assimilationsproducten der Mutterpflanze ganz und gar abhängig; in den letzten Stadien hingegen dienen dieselben nur dazu, ihr mehr Kraft zu geben“.

Allerdings ist hiemit der Zeitpunkt dieses Wechsels der Function nicht näher präcisirt, auch nicht hervorgehoben, dass die der Ausbildung functionsfähiger Nährorgane dienenden Stoffe nicht gerade aus den eigentlichen Reservestoffbehältern zu stammen

<sup>1)</sup> l. c. p. 84.



brauchen; nichtsdestoweniger ist es schwer begreiflich, wie der jüngste Experimentator über diesen Gegenstand, Th. Blociszewski, in seiner diesbezüglichen Abhandlung <sup>1)</sup> den letzteren Punkt vollständig übersehen und die doppelte Bedeutung der Reservestoffe leugnen konnte. Weil es ihm, wie er behauptete, gelungen ist, aus Mais-, Hafer- und Roggenkeimlingen, welche er vom Endosperm loslöste, ja selbst aus keimblattlosen Embryonen der Erbse und Lupine vollständig sich entwickelnde Pflanzen heranzuziehen, welche selbst blühten und reife Früchte und Samen tragen, glaubt er sich zur Annahme berechtigt, dass die Reservestoffe des Samens einzig und allein zur Kräftigung der Keimpflanze dienen.

Die Resultate seiner Anbauversuche führen zu etwas Anderem als zu dieser irrthümlichen Schlussfolgerung. Sie geben annähernd Aufschluss über das Mengenverhältniss, in dem der eine Theil der Reservestoffe, welcher die Bedeutung unumgänglich nothwendiger Baustoffe hat, zu dem anderen Theile derselben steht, welchem die Aufgabe eines Schutzmittels zukommt. Vorher aber mögen jene Versuchsergebnisse selbst, und hieran anschliessend auch die von anderen Autoren erzielten Ergebnisse, etwas eingehender mitgetheilt werden.

Blociszewski führte seine Versuche theils im Laboratorium, theils in einem Versuchsgarten durch. Diese zweite Reihe interessirt uns namentlich. Vom Mais und Roggen gelangten Embryonen zur Aussaat, die mit dem Ganzen, dem Halben, dem Viertel des Endosperms versehen und schliesslich solche, die ganz endospermlos waren; vom Hafer ganze Körner und nackte Embryonen. Die Keimlinge der Lupinen, Erbsen und des Wiesenklees (*Tr. pratense*) wurden in verschiedenster Weise verstümmelt; man raubte ihnen beide Kotyledonen oder nur einen, oder halbirte sie durch Quer- und Medianschnitte. Aehnlich verfuhr Blociszewski mit dem Samen von *Brassica rapus*. Der Verstümmelung ging stets ein 16—20stündiges Einweichen in Flusswasser von circa 18° C. voraus.

<sup>1)</sup> Physiologische Untersuchungen über die Keimung und weitere Entwicklung einiger Samentheile bedecktsamiger Pflanzen. Landw. Jahrbücher, herausg. von Nathusius und Thiel, V. Bd. 1876, pag. 145 ff.



Der Anbau wurde fast gleichzeitig auf je 1 □ Meter grossen Beeten vorgenommen — eine nähere Zeitangabe fehlt — und jede Parcellen täglich zweimal begossen. Die ihrer Kotyledonen beraubten Lupinenkeime wurden anfänglich in Sägespänen gezogen und erst später auf's freie Land verpflanzt. Die grossen Unterschiede, welche sich in den ersten Entwicklungsstadien der jungen Pflanzen zeigten, verschwanden in den folgenden Perioden allmählig. Einige der ihrer Reservestoffe zum Theil beraubten Pflanzen unterschieden sich in der Periode des Reifens gar nicht von den normalen, andere bedeutend. Die Blüthenperiode trat bei jenen um 2—3 Tage später ein, als bei den normalen Pflanzen. Doch vermisst man auch hier nähere Zeitangaben. — In einer Tabelle werden nun die Versuchsergebnisse übersichtlich zusammengestellt, von welchen ich hier die für den Roggen und die Erbse angegebenen folgen lasse:

Angabe der eingepflanzten Samentheile.	% der aufgegangenen Pflanzen	% der sich weiter entwickelnden Pflanzen	Höhe der Pflanzen in Cm.	Gewicht d. Pflanzen auf 100 Gewichtstheile der Pflanze aus ganzen Samen berechnet
<b>Roggen</b>				
N. Embryonen . .	58	42	106	56·41
Halbirte Körner. .	90	90	142 (?)	83·20
Ganze Körner . .	92	90	145	100
<b>Erbse</b>				
Beider Kotylen beraubte Keimlinge .	38	32	120 (?)	36·61
Quer halbirte Samen	90	86	124 (?)	11·86
Ganze Samen . .	94	92	124	100

Aehnliche Resultate will der Verfasser mit Mais und Hafer erzielt haben.

Die vorstehenden Zahlen sind nun ebenso überraschend, als es, wenn man ganz objectiv sein will, schwer ist, an ihnen eine Kritik zu üben. Denn wenn es auch weder mir noch Anderen bis jetzt gelungen ist, die vom Endosperm losgetrennten Keimlinge unserer Getreidearten zu lebenskräftigen Pflanzen aufzuziehen, so lässt sich dagegen immerhin einwenden, dass bei der ausserordentlichen Empfindlichkeit solcher Keimpflänzchen der geringste Mangel an Vorsicht oder ein an sich unbedeutender



Zufall den günstigen Ausgang der Cultur vollkommen vereiteln kann. Man mag übrigens von den Endresultaten Blociszewski's wie immer denken, uns handelt es sich hier blos um das Eine, ob nämlich aus seinen Versuchen mit Sicherheit hervorgeht, dass die ihrer Reservestoffe zum grössten Theile beraubten Samenkörner nichtsdestoweniger Keimpflanzen liefern, welche sich selbstständig zu erhalten im Stande sind. Und dies darf unbedenklich zugegeben werden.

Der Versuch mit den ihrer Kotylen beraubten Erbsenkeimlingen findet sein Seitenstück in einem von Bonnet<sup>1)</sup> ausgeführten Experimente, welches derselbe mit den Samen der Schminkbohne angestellt hat. Er beraubte die angequollenen Keimlinge ihrer Kotylen und pflanzte am 10. August eine Anzahl davon in ein Gefäss mit Gartenerde. Die kleinen Primordialblättchen wurden unbedeckt gelassen. Der Versuch fiel günstig aus. Die Keimlinge schlugen Wurzeln und entfalteten nach 12 Tagen auch ihre Blätter. Nach einiger Zeit verpflanzte Bonnet die allerdings zwerghaft gebliebenen Pflänzchen in's Freie, wo sie am 19. October zu blühen anfangen. Ihre Höhe betrug in diesem Entwicklungsstadium 2 Zoll, die Länge des grössten Blättchens mass 17 Linien, die Breite 7 Linien. Die Blüthen waren verhältnissmässig gross, doch kam es wegen der eintretenden Kälte nicht zur Samenbildung.

Ich selbst benützte die Früchte der Sonnenblume zu dem gleichen Versuche. Dass sich dieselben hierzu besonders eignen dürften, ergab sich aus den Beobachtungen van Tieghems<sup>2)</sup>, welcher die Radicula (Länge 0.5 Mm.), das kurze hypokotyle Stengelglied (*tigelle*, L. 1 Mm.) und die Kotylen von *Helianthus*-keimlingen getrennt auf feuchter Watte bei 22–25° keimen liess. Die Würzelchen verlängerten sich innerhalb 24 Stunden auf 8–11 Mm. und bildeten lange Wurzelhaare, doch keine Nebenwurzeln. Das hypokotyle Stengelglied erreichte nach 3 Tagen eine Länge von 15–20 Mm., ohne weiterzuwachsen. Bei einem anderen Versuche wurde nach Entfernung der Keimblätter das Würzelchen

<sup>1)</sup> Recherches sur l'usage des feuilles, 1754, p. 239.

<sup>2)</sup> Recherches physiologiques sur la germination, Ann. des Sc. nat. 5. S. T. XVII, 1873, p. 205 ff.



von dem hypokotylen Gliede nicht getrennt. Nach 6 Tagen erreichte letzteres eine Länge von 20 Mm., ersteres eine solche von 20—25 Mm. Eine weitere Entwicklung fand nicht statt. Das Pflänzchen ging zu Grunde, ohne seine Terminalknospe (*gemma*) entfaltet zu haben.

Am 22. März steckte ich 30 ihrer Keimblätter beraubte *Helianthus*keime vertical in einen mit feingesiebter lockerer Gartenerde gefüllten Topf und bedeckte sie mit einer ungefähr 3 Mm. dicken Erdschichte. Schon nach wenigen Tagen hatten sich die hypokotylen Keimaxen so weit verlängert, dass sie über die Erde hervorragten und alsbald, wie die unversehrten Keimlinge zu nütiren begannen.<sup>1)</sup> Von nun an ging das Wachsthum — die Temperatur im Gewächshause betrug 16—22° C. — sehr langsam von statten, doch entwickelte die Mehrzahl der Pflänzchen ihre Knospenanlagen weiter und bildeten ein erstes Laubblattpaar. Am 10. Mai waren noch 5 Pflanzen am Leben. Sie besaßen 6-8 Laubblätter und erreichten eine Höhe von 2·5-3·5 Cm. Die an dem kräftigst entwickelten Pflänzchen vorgenommenen Messungen ergaben Folgendes:

Länge der Hauptwurzel .....	38 Mm.
„ des hypokotylen Gliedes .....	16 „
„ der epikotylen Axe .....	19 „
Durchschnittl. Länge der ersten Laubblätter	24 „
„ grösste Breite derselben .....	11 „
Länge des 6. Blattes .....	12 „
Breite desselben .....	5 „

Das durchschnittliche Trockengewicht eines Pflänzchens betrug 0·019 Gr. Zu Beginn des Versuches wog ein keimblattloser Embryo durchschnittlich 0·008 Gr., so dass eine Vermehrung des Trockengewichtes um das 2·4fache erfolgt war. Das Ergebniss wäre jedenfalls ein noch günstigeres gewesen, wenn nicht im April meist trübes Wetter geherrscht hätte.

Eine gleich alte, normal entwickelte Vergleichspflanze war in derselben Zeit 30 Cm. hoch geworden, hatte über 20 Blätter entfaltet, von welchen die Lamina des grössten 70 Mm. lang und

<sup>1)</sup> Vgl. das 4. Capitel dieser Schrift p. 72 ff.



42 Mm. breit war, und hatte dabei ihr Trockengewicht um das 17·1fache vermehrt.

Diejenigen Keimlinge oder Theile von Keimlingen, welchen nach den vorstehenden Versuchen die Fähigkeit selbständiger Entwicklung zukommt, stehen nun zu ihren eigentlichen Reservestoffbehältern in folgendem Gewichtsverhältnisse:

Für Roggen stellt es sich wie..	1 : 17·25
„ Hafer wie .....	1 : 15·75
„ Mais „ .....	1 : 4·73
„ die Erbse wie.....	1 : 32·40
„ Helianthuskeimlinge wie...	1 : 9·60.

Das Gewicht der Grasembryonen ist mit dem des Endosperms hinsichtlich der in ihnen aufgespeicherten Menge von Reservestoffen nicht vergleichbar. Die ersteren sind relativ viel reicher an Eiweisssubstanzen und enthalten fettes Oel statt Stärke. Immerhin bestätigen aber auch die für sie mitgetheilten Verhältnisszahlen dasjenige, was aus den die übrigen drei Pflanzen betreffenden Angaben folgt, dass nämlich die für die Entwicklung des Keimlings ganz unumgänglich nothwendige Nährstoffmenge nur einen geringen Bruchtheil derjenigen Menge von Reservestoffen bildet, welche als Schutzmittel fungirt.

Diese Function aber ist eine doppelte. Sie besteht erstens in der unmittelbaren Kräftigung des jungen Pflänzchens, die demselben im Kampfe um's Dasein vor Allem Noth thut. Sie bewirkt dann zweitens, dass die Keimpflanze von den gewöhnlichen Witterungsschwankungen viel weniger berührt wird, als es sonst der Fall wäre und nur ihre Extreme zu fürchten hat. Eine Pflanze, welche in ihrem Wachstume von unmittelbaren Assimilationsproducten zehrt, ist ebenso sehr vom Lichte wie von der Wärme abhängig. Die mit Reservestoffen versorgte Keimpflanze dagegen wächst bei genügender Wärme kräftig weiter, auch wenn bei andauernd umwölkttem Himmel ein ausgiebiges Assimiliren unmöglich wird.

Es soll nun an einem Beispiele gezeigt werden, in welcher Weise sich der fördernde Einfluss der Reservestoffe im Einzelnen geltend macht.



Am 23. März l. J. wurden 25 ganze (*A*) und 25 querhalbirte Weizenkörner (*B*) in mit humusreicher Ackererde gefüllte Töpfe gesäet. Die Schnittflächen der halbirten Körner waren vorerst durch Bestreichen mit geschmolzenem Bienenwachs verklebt worden. Das absolute Gewicht von *A* betrug 1·004 Gr., von *B* 0·535 Gr. Die Temperatur im Gewächshause schwankte zwischen 15—22° C.

Die Keimpflänzchen beider Partien wurden am 29. März sichtbar und am 6. April zum ersten Male gemessen. Die Reservestoffe der halbirten Körner waren eben aufgezehrt, in den ganzen Körnern war noch eine ziemlich beträchtliche Menge derselben vorhanden.

Durchschnittliche Höhe der Pflänzchen vom

Boden bis zur Spitze des ersten Laubblattes	<i>A</i>	<i>B</i>
in Mm. ....	119	100
Länge der ersten Blattspreite .....	82	78
Breite derselben .....	4·5	3·8
Dicke des Blattes an einem der mittleren Nerven	0·38	0·30
Mittlere Dicke des Blattes zwischen den Nerven	0·18	0·17

Im anatomischen Bau zeigte sich kein auffälliger Unterschied. Bemerkenswerth ist, dass die Aussenwandungen der Epidermiszellen des Blattes bei *A* fast um das Doppelte dicker waren als bei *B*. Es ist hiernach sehr wahrscheinlich, dass auch im Mesophyll des Blattes ein ähnlicher, wenn auch nicht constatirbarer Unterschied in der Dicke der Zellwandungen auftrat. Der grössere Reichthum an Chlorophyllkörnern war bei den Pflänzchen aus ganzen Körnern nicht zu übersehen. Der anatomische Bau und die Zahl der Gefässbündel waren in beiden Fällen dieselben.

Am 11. April wurde die zweite Messung vorgenommen. Auch die Keimpflanzen von *A* hatten nunmehr ihre Reservestoffe vollständig verbraucht.

Durchschnittliche Höhe der Pflänzchen vom	<i>A</i>	<i>B</i>
Boden bis zur Spitze des zweiten Blattes	200 Mm.	150 Mm.
Länge der zweiten Blattspreite .....	134 „	110 „
Breite derselben .....	4·4 „	3·3 „
Länge des sichtbaren Theiles des dritten		
Blattes .....	57 „	20 „



	A	B
Anzahl der Wurzeln einer Pflanze.....	4—5	3, selten 4
Durchschnittliche Länge der Wurzeln.....	170 Mm.	102 Mm.

Man sieht hieraus, dass die Unterschiede in der Entwicklung um so auffälliger sind, je später das betreffende Organ zur Ausbildung gelangte. Die Längen der ersten Blattspreiten differiren untereinander um 4·9 %, die der zweiten um 17·1 %. Ebenso die Breiten der ersten um 15·5 %, der zweiten um 25 %. Bei dem sichtbaren Theile des dritten Blattes beträgt der Längenunterschied gar 64·9 %. — Die mit dem Alter der Pflänzchen stets zunehmenden Differenzen in den Blattdimensionen, wie solche zwischen den einzelnen Individuen aus ganzen Körnern auftreten, haben ausser in der Individualität der Pflanzen gewiss auch darin ihren Grund, dass die einzelnen Weizenkörner nicht gleich schwer sind und eines etwas mehr, das andere weniger Reservestoffe besitzt. Bei verschiedener Menge der Reservestoffe findet eben keine proportionale Verwendung derselben statt und wie wir gleich sehen werden, gilt dies nicht nur für die Ausbildung der einzelnen Organe.

Da es sich mir blos um den Einfluss der Reservestoffe auf die Entwicklung der Keimpflanzen handelte, so unterbrach ich nunmehr den Versuch und nahm sofort die Trockengewichtsbestimmungen vor.

Das Trockengewicht der Stengel und	A	B
Blätter betrug .....	0·759 Gr.	0·390 Gr.
Das Trockengewicht der Wurzeln .....	0·216 „	0·103 „
„ „ „ Frucht- und Sa-		
menschale .....	0·073 „	0·048 „
Zusammen	1·048 Gr.	0·541 Gr.

In Procenten des Gesamtgewichtes ausgedrückt, beträgt das Gewicht

	A	B
der Stengel und Blätter .....	72·43	72·09
„ Wurzeln .....	20·61	19·04
„ Frucht und Samenschale .....	6·96	8·87

In den Schalen der halbirten Körner waren demnach fast 2% der Reservestoffe zurückgeblieben; der Verschluss der Schnittflächen war eben kein so vollständiger, dass nicht ein kleiner



Bruchtheil derselben verdorben und unbrauchbar geworden wäre. Diesen Verlust haben aber die Wurzeln fast allein zu tragen, während die Procentantheile der Stengel und Blätter nur um ein Unbedeutendes differiren.

Die Trockengewichtszunahme<sup>1)</sup> beträgt, abgesehen natürlich von dem Ersatze des durch die Athmung des keimenden Samens bedingten Substanzverlustes für *A* 12·75 %, für *B* blos 9·49 %. Es hängt diese Differenz zusammen mit dem verschieden grossen Chlorophyllgehalte der Blätter.

Gelegentlich eines ganz gleichen Culturversuches, welchen ich schon früher durchführte, fiel mir Folgendes auf: Während die jungen Pflänzchen beider Partien anfänglich genau dieselbe sattgrüne Färbung zeigten, stellte sich nach 15—20 Tagen, vom Beginne der Aussaat an gerechnet, insoferne ein sehr bemerkbarer Unterschied ein, als diejenigen Weizenpflänzchen, welche sich mit der Hälfte der Reservestoffe begnügen mussten, um vieles lichter gefärbt waren, als die schön dunkelgrünen Keimlinge der anderen Partie. Dieser Unterschied machte sich, wie gesagt, erst dann geltend, als die Reservestoffe einerseits schon fast vollständig aufgezehrt, andererseits aber noch in nicht unbeträchtlicher Menge vorhanden waren. Seine Ursache ist erstens in der geringeren Dicke und grösseren Zartheit der Blätter jener Weizenpflänzchen zu suchen, die von halbirtten Körnern herstammten; doch war auch ihr Chlorophyllgehalt, auf gleiche Mengen von Trockensubstanz bezogen, ein auffallend geringerer.

Bei Constatirung dieser letzteren Thatsache wurde dasselbe Verfahren beobachtet, welches Wiesner<sup>2)</sup> bei der Bestimmung des relativen Etiolingehaltes der Keimpflanzen einschlug. Von jeder der beiden miteinander zu vergleichenden Partien wurde eine bestimmte Anzahl von Keimlingen abgewogen und dann mit 45%gem Alkohol zerdrückt, bis alles Chlorophyll vollständig gelöst war. Dann brachte man die beiden Chlorophyllextracte auf gleiche Concentration, verglich ihre Volumina und bezog schliesslich die-

<sup>1)</sup> Der Feuchtigkeitsgehalt der Weizenkörner betrug 8·37 % des Gewichtes im lufttrockenen Zustande.

<sup>2)</sup> Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877, p. 30.



selben auf gleiche Mengen der Trockensubstanz. Ich lasse nun eine solche Bestimmung folgen und bemerke nur, dass die Buchstaben *A* und *B* dieselbe Bedeutung haben, wie oben.

Der Anbau erfolgte am 26. Februar unter den oben geschilderten Verhältnissen. Die Pflänzchen gingen am 6. und 7. März auf und am 14. bestimmte man ihren Chlorophyllgehalt. Das directe Sonnenlicht wurde von den Keimpflanzen stets abgehalten, damit nicht die bei ungleicher Blattdicke auch ungleich lebhaftere Zerstörung der Chlorophylls das Versuchsergebniss beeinträchtigte. Die Temperatur im Gewächshause betrug 9–12° C.

20 knapp über der Erde abgeschnittene Pflanzen von *A* wogen genau 1 Gr.; 25 Pflanzen von *B* dasselbe. Die Trockensubstanz von *A* betrug 10·82 %, die von *B* 10·34 % des Lebendgewichtes. Bei gleicher mittlerer Concentration war das Volumen der Lösung  $A = 136$  Cub.-Cm., das Volumen der Lösung  $B = 103$  Cub.-Cm. Für gleiche Trockengewichtsmengen stellt sich das Volumsverhältniss der Lösung *A* zur Lösung *B* wie 34 : 27. Es entspricht dies einer Differenz des Chlorophyllgehaltes von ungefähr 20 %.

Die Erklärung der Thatsache, dass die Keimpflänzchen halbirter Körner in einem gewissen Stadium der Entwicklung chlorophyllärmer sind, als solche aus ganzen Körnern, ist bald gegeben, wenn man bedenkt, dass das Chlorophyll ergrünender Keimpflanzen ebenso in den Reservestoffen des Samens seinen Ursprung hat, wie die Zellwandungen und das Protoplasma des jungen Pflänzchens. Durch die Untersuchungen und die daran sich knüpfenden Discussionen von Baeyer<sup>1)</sup>, Sachsse<sup>2)</sup> und Wiesner<sup>3)</sup> ist, man darf wohl sagen, sichergestellt worden, dass es in erster Linie die Stärke und im Allgemeinen die Kohlehydrate sind, aus welchen indirect wenigstens das Chlorophyll hervorgeht. So lange nun im Endosperm der ganzen und halbirten Weizenkörner noch eine hinreichende Menge von Reservestoffen und speciell von Stärke vorhanden ist, zeigt sich kein auffallender Unterschied in der Farbennuance der Blätter. Sobald

<sup>1)</sup> Berichte der Deutschen chem. Gesellsch. V. Bd., p. 26.

<sup>2)</sup> Sitzungsberichte der naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig, 17. Dec. 1875, p. 117, Chemie und Physiologie der Pflanzenfarbstoffe, 1877, p. 56 ff.

<sup>3)</sup> Die Entstehung der Chlorophylls in der Pflanze, 1877, p. 114 ff.



aber dieselben dem Keimlinge spärlicher zufließen, wird davon eine relativ grössere Menge zum Weiterbau der Zellwandungen und des Protoplasmaleibes der Zellen verwendet; die Chlorophyllbildung dagegen wird eingeschränkt. Bei Pflänzchen aus ganzen Samenkörnern unterbleibt diese Einschränkung deshalb, weil zur Zeit, als die Reservestoffe vollständig verbraucht werden, die junge Pflanze bereits so kräftig zu assimiliren vermag, dass die Neubildung von Chlorophyll nicht mehr in's Stöcken geräth. Man hat sich nämlich nach Wiesner<sup>1)</sup> den Process der Chlorophyllbildung (in Keimlingen oder sich entfaltenden Laubknospen) so vorzustellen, dass derselbe von den Reservestoffen und speciell den Kohlehydraten zunächst seinen Ausgang nimmt, worauf dann die in dem ergrünzten Chlorophyllkorne neu entstehende Stärke zum Theil wieder Bildungsmateriale für die Entstehung von Chlorophyll und zwar entweder desselben Korns oder eines anderen liefert. Damit die Chlorophyllbildung ungestört und ununterbrochen von statten gehe, muss deshalb ein rechtzeitiger und ausreichender Ersatz der Reservestoffe durch neu gebildete Producte der Assimilation erfolgen.

Je geringer die Temperatur, desto auffälliger wird natürlich der besprochene Unterschied im Chlorophyllgehalte der Blätter. Je mehr aber eine Erhöhung der Temperatur die Assimilation begünstigt, um so rascher muss sich auch jener Unterschied ausgleichen. Ein mit dem oben erörterten Hauptversuche (Temperatur 15—22° C.) gleichzeitig durchgeführter Parallelversuch ergab einen Unterschied im Chlorophyllgehalte von kaum 4%.

Auf die biologische Seite der im Vorstehenden besprochenen Thatsache brauche ich wohl nicht näher einzugehen.

Nachdem wir nun die Bedeutung der Reservestoffe für das junge Pflänzchen ausführlich erörtert, handelt es sich jetzt um jene Einrichtungen, welche die sicherste und vollständigste Ausnützung der Reservestoffe ermöglichen. Es kann nicht gleichgiltig sein, wo die Keimpflanze ihre Reservestoffe unterbringt.

Auf drei Dinge hat man hiebei Rücksicht zu nehmen. Erstens auf die Verschiedenheiten hinsichtlich der primären Re-

<sup>1)</sup> l. c. p. 115.



servestoffbehälter, dann zweitens darauf, ob die Keimblätter zu den ersten Assimilationsorganen der Pflanze werden oder nicht. Auch muss man sich stets vor Augen halten, dass der Verbrauch der Reservestoffe und die Entleerung ihrer ursprünglichen Behälter zwei ganz verschiedene physiologische Vorgänge sind, die auch nicht immer zeitlich zusammenzufallen brauchen.

Der einfachste Fall tritt dann ein, wenn die später ergründenden Kotylen vorerst als Reservestoffbehälter functioniren. Hier wandern die Baustoffe in dem Masse, als eine Neubildung von Organen stattfindet, allmähig aus; Verbrauch und Entleerung fallen in Eins zusammen. Anders verhält sich die Sache, wenn die fleischigen Keimblätter zwar über die Erde gehoben werden, ohne sich aber nunmehr zu eigentlichen Laubblättern umzugestalten. *Phaseolus vulgaris* ist ein hiehergehöriges Beispiel. Die Verhältnisse sind hier nicht eben die günstigsten. Die Kotylen trocknen verhältnissmässig leicht aus; sie können unter Umständen auch abfallen, bevor sie noch vollständig entleert sind. Es erfolgt deshalb, namentlich bei niederen Temperaturen, eine dem Verbräuche vorausseilende Translocation der im Momente nicht zur Verwendung gelangenden Reservestoffe; sie wandern in das hypokotyle Stengelglied über, welches derart zum secundären Reservestoffbehälter wird. Hier lässt sich vor ihrem gänzlichen Verbräuche im Grundgewebe, namentlich in der Umgebung der Gefässbündel stets Stärke nachweisen und zwar in ziemlich beträchtlicher Menge. Es wird lediglich von den Witterungsverhältnissen und der durch sie bedingten Schnelligkeit und Energie des Wachstums abhängen, ob das hypokotyle Glied einen grösseren oder geringeren Bruchtheil der Reservestoffe in sich aufspeichert.

Wenn die Reservenahrung der Hauptmasse nach im Endosperm enthalten ist und die Keimblätter sich nachträglich entfalten, so fungiren letztere in der ersten Periode der Keimung als Aufsaugeorgane. Das Endosperm wird rasch entleert, die Keimblätter füllen sich mit den Reservestoffen. Ihre zweite Function fällt also mit der des hypokotylen Stengelgliedes im vorhergehenden Falle zusammen. Sie bilden secundäre Reservestoffbehälter. Von nun an sind die Verhältnisse dieselben, wie



im ersten Falle; die Kotylen werden schliesslich zu den ersten Laubblättern.

Im vierten und fünften Falle endlich verbleiben die Reservestoffe bis zu ihrem allmäligen Verbrauche in den primären Behältern und mit diesen unter der Erddecke. Den vierten Fall repräsentiren die Samen vieler Monokotylen, bei welchen das Endosperm als Reservestoffbehälter, das Keimblatt bloß als Aufsaugeorgan dient; den fünften Fall die Samen mancher Papilionaceen, von *Castanea* und *Aesculus*, die Früchte von *Juglans*, *Quercus* und von Anderen, deren meist grosse fleischige Keimblätter das Erdreich nicht verlassen. Für die Erhaltung und möglichst gesicherte gleichmässige Ausnützung der Reservenahrung sind dies offenbar die günstigsten Verhältnisse. Sie bleibt hier besser vor den Nachstellungen seitens zahlreicher Feinde bewahrt und was für die Keimpflanze namentlich von Wichtigkeit ist, sie löst sich in dem häufig durchfeuchteten Boden gleichmässiger und leichter als über der Erde, so dass Unterbrechungen in der Zufuhr zu den Verbrauchsorten nur dann statthaben, wenn die Ursachen hievon in dem Ernährungsmodus der Keimpflanze selbst gelegen sind. Je grösser der Same, desto mehr fallen diese Umstände in's Gewicht. Sie machen es möglich, dass sich die Keimpflanze mit dem Aufzehren der geschützten Nähr- und Baustoffe nicht zu beeilen braucht und sich dieselben für besondere Phasen der Entwicklung oder für Zeiträume aufspart, welche der selbständigen Assimilation ungünstig sind. Hier hat man es mit „Reservestoffen“ in des Wortes buchstäblicher Bedeutung zu thun. Dagegen ist der Verbrauch der Reservestoffe aus später ergrünenden Kotylen gleich in den ersten Entwicklungsperioden ein vollständiger, mögen sich nun die äusseren Assimilationsbedingungen günstig gestalten oder nicht. —

Wenn nun die Reservestoffe ein so ungemein wichtiges Schutzmittel der Keimpflanze bilden, wie kommt es dann, dass nichtsdestoweniger die Mehrzahl der Pflanzen so kleine Samen liefert, und die Natur sich häufig bei der Betheiligung der einzelnen Keimlinge mit Nähr- und Baustoffen die grösstmöglichen Beschränkungen auferlegt? Es müssen hier schwerwiegende Momente in's Spiel treten, welche ein Zuviel von Reserve-



stoffen in den meisten Fällen nicht nur als unvortheilhaft, sondern den Bestand der Arten geradezu als gefährdend erscheinen lassen.

Gegen die vermehrten Nachstellungen, welche grosse Samen seitens der Thierwelt erfahren, gäbe es allenfalls noch Schutzmittel. Doch sind es hauptsächlich zwei andere Umstände, welche die Menge der Reservenahrung eines Samens beeinflussen; erstens nämlich, dass jede Pflanze die Gesamtmenge von Reservestoffen, welche sie producirt, auf möglichst viele Samen zu vertheilen trachtet, und zweitens die Verbreitungsfähigkeit der Samen, deren Zustandekommen oft in so auffallender Weise begünstigt wird. Jedes dieser Momente arbeitet einer Cumulirung der Reservestoffe entgegen. Der Pflanze kommt es in erster Linie nicht darauf an, dass ein hoher Procentantheil der Samen sich weiter entwickle, sondern dass eine möglichst grosse absolute Anzahl von keimfähigen Samen erreicht werde; die Keimpflanzen sollen unter den verschiedensten äusseren Lebensbedingungen den Kampf um's Dasein mit ihren Mitconcurrenten aufnehmen. Man kann daher die Menge von Nährstoffen, welche den einzelnen Samen einer bestimmten Pflanzenspecies mit auf den Weg gegeben wird, als diejenige mittlere Menge ansehen, bei welcher sich die hierbei massgebenden Factoren — Schutz der Keimpflanzen einerseits, grösstmögliche Samenzahl und Verbreitungsfähigkeit derselben andererseits — das Gleichgewicht halten. Wesshalb nun, je nach den verschiedenen Arten, die eine oder die andere Wagschale sinkt und das Verhältniss des Gewichtes des einzelnen Samenkorns zu jenem der producirten Gesamtmenge ein so variables ist, darüber könnte blos die Summe allerjenigen Verhältnisse Aufschluss geben, in welchen die betreffende Species zum Klima, Boden und den übrigen Bewohnern ihres Verbreitungsbezirkes steht und während ihrer historischen Entwicklung gestanden hat.

So lässt sich z. B. die meist ausserordentliche Kleinheit der Samen bei vielen phanerogamen Schmarotzern und Humusbewohnern aus den biologischen Eigenthümlichkeiten dieser Pflanzen unschwer erklären. Vor Allem muss betont werden, dass, obgleich dieselben häufig eine besonders ausgiebige vegetative Vermehrung



zeigen, doch auch ihre Fortpflanzung durch Samen nicht unterschätzt werden darf. Denn ihre Verbreitung auf weitere Strecken ist doch nur auf diese Weise möglich. Und wozu wäre denn die Orchideenblüthe durch oft so wunderbare Einrichtungen dem Insectenbesuche angepasst, wenn die Samenbildung — wie dies mitunter behauptet wird — für diese Pflanzen nur von untergeordneter biologischer Bedeutung wäre, und eben desshalb die Kleinheit der Samen nur als eine Folge des „Nichtgebrauchs“ sich herausstellte? Man wird sich diese Kleinheit vielmehr dadurch erklären müssen, dass es für das Aufkommen der Keimpflanzen nicht genügt, wenn die auf den Erdboden verstreuten Samen bloß unter günstige Keimungsbedingungen gelangen. Hier tritt noch eine weitere Bedingung hinzu: für die Schmarotzerpflanzen die unmittelbare Nähe eines geeigneten Wirthes; für die Humusbewohner die Aussäeung auf ein geeignetes Substrat; Bedingungen, die um so schwerer erfüllt werden, je mehr der Same seinen Aufgaben nachkommt und sich vom Standorte der Mutterpflanze so weit als möglich entfernt. Wenn nun diese Bedingungen nicht erfüllt sind, dann wird selbst der grösste Reichthum an Reservestoffen nutzlos. Sind sie es aber, dann wäre er bald überflüssig. Und weil nun derart die Chancen einer gedeihlichen Fortentwicklung um ein Bedeutendes verringert werden, muss die Pflanze bei fast vollständiger Ausserachtlassung des Schutzes der Keimpflänzchen eine ausnehmend hohe Anzahl von Samen produciren.<sup>1)</sup> Selbst die geringe Dauer der Keimfähigkeit solcher Samen kommt dabei nicht in Betracht. Ihre Verbreitungsfähigkeit lässt aber nichts zu wünschen übrig.

Den auffälligsten, auch unserer heimischen Flora eigenthümlichen Ausnahmefall hiervon bildet die Beere der Loranthaceen. Allein auch sie repräsentirt eine Anpassungserscheinung und beweist dadurch bloß, dass die Natur oft auf den verschiedensten Wegen demselben Ziele zustrebt.

---

<sup>1)</sup> Zwei dem landwirthsch. Laboratorium übersandte besonders kräftig entwickelte Exemplare von *Orobanche ramosa* mit zusammen 24 Verzweigungen trugen 191 Kapseln, wovon jede durchschnittlich 691 Samen enthielt. Es entfallen daher auf eine Pflanze 65.990 Samen. Das Gewicht von einem Tausend derselben betrug nahezu 0.004 Gr. Auf 1 Gramm kommen also ihrer 250.000.

---



## Drittes Capitel.

---

Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanzen gegenüber den schädlichen Einflüssen des Klimas. — Das Keimen der Samen in der geeignetsten Jahreszeit. — Die Keimpflanze und der Frost; Einrichtungen bezüglich des Ueberwinterns der Keimlinge. — Die Keimungstemperaturen als Anpassungserscheinungen an die Bodentemperaturen. — Das Keimen der Samen bei den an eine trockene Jahreszeit gewöhnten Pflanzen; Eigenthümlichkeiten der Gräser; die Jerichorose. — Widerstandsfähigkeit der Keimpflanzen gegenüber den Folgen der Austrocknung und des Uberschwemmtwerdens; die Rhizophoren. — Die Biologie der Keimlinge in ihren Beziehungen zur Pflanzengeographie.

Einrichtungen, welche die Keimpflanzen vor den schädlichen Einflüssen, wie sie das Klima mit sich bringt, schützen sollen, müssen vor Allem darauf zielen, dass die Samen zur geeigneten Zeit keimen. Wenn dies erreicht ist, so wird von vorneherein manch' andere Schutzeinrichtung überflüssig, welche die den Einflüssen einer ungünstigen Jahreszeit ausgesetzte Keimpflanze vielleicht nur schwer zu retten vermöchte.

Wo immer das Klima eine Periodicität des Pflanzenlebens hervorruft und der Zeit der vegetativen Thätigkeit, der Blüten- und Samenbildung eine Zeit der Vegetationsruhe folgen lässt, wird dieser für das Gedeihen der Keimpflanzen günstigste Zeitabschnitt im Allgemeinen erst nach dem Ablaufe der die Vegetationsruhe bedingenden Jahreszeit eintreten. Mit dem Wiedererwachen der gesamten Vegetation bleibt dann auch die Keimpflanze nicht zurück. Näher präcisirt lautet also die oben angedeutete Frage folgendermassen: Was für natürliche Einrichtungen gibt es, damit der Same erst nach der Vegetationsruhe zur Keimung gelange?

Wenn der Wachstumsstillstand auf Wärmemangel beruht, so richtet sich die soeben gestellte Frage nach dem Ueberwin-



tern des in den verschiedenen Stadien der Keimung befindlichen Samens. Damit nun dieselbe exact beantwortet werden könne, muss vorerst experimentell festgestellt sein, wie sich der ruhende, angequollene und keimende Same, sowie das junge Keimpflänzchen der Frostwirkung gegenüber verhalten.

Am besten sind jedenfalls die noch ganz trockenen Samenkörner daran. So wie dieselben ganz ausnehmend hohe Temperatursgrade ertragen können, ohne dass ihre Keimfähigkeit darunter leidet, überstehen sie auch jede beliebige Temperaturniedrigung. Göppert <sup>1)</sup> brachte eine grosse Anzahl der verschiedensten Samen in einen Kältemischungs-Apparat, in welchem die Temperatur bis auf den Gefrierpunkt des Quecksilbers herabsank; er setzte sie, geschützt vor Durchfeuchtung, der Kälte eines strengen Winters (Minimum: 23° R.) aus, doch litt kein einziger Same dabei Schaden.

Göppert hat auch über den Einfluss des Frostes auf quellende und keimende Samen Versuche angestellt <sup>2)</sup>, dabei aber entweder so tiefe Temperaturen (11—32° R.) in Anwendung gebracht, dass die Versuchsobjecte sammt und sonders erfroren und zu Grunde gingen, oder auf das Alter der Keimlinge zu wenig Rücksicht genommen. So viel geht aber aus seinen Versuchen, welche die ersten waren, die über diesen Gegenstand bekannt wurden, mit Sicherheit hervor, dass die Samen erst im imbibirten Zustande gegen den Einfluss des Frostes empfindlich werden.

Eine ausführlichere Untersuchung über die Einwirkung niedriger Temperatursgrade auf die Keimkraft angequollener Samen ist in neuerer Zeit von meinem Vater, Prof. Friedrich Haberlandt <sup>3)</sup>, veröffentlicht worden. Derselbe legte je 100 Samenkörner verschiedener Pflanzen, theils ohne vorausgegangener Frostwirkung, theils nach solcher zum Keimen aus, nachdem sie vorher durch 24 Stunden in destillirtem Wasser eingeweicht worden waren. Das Gefrieren der Samen erfolgte in einem Kälte-

<sup>1)</sup> Ueber die Wärmeentwicklung in den Gewächsen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau 1830, p. 48 ff.

<sup>2)</sup> Dieselben gelangten in dem eben genannten Werke zur Mittheilung.

<sup>3)</sup> Fühling's landwirthsch. Zeitung, XXIII. Bd. 1874, p. 514 ff.



mischungs-Apparate, einmal bei  $-10^{\circ}\text{C.}$ , das anderemal bei  $-24^{\circ}\text{C.}$  Aus den in einer Tabelle zusammengestellten Versuchsergebnissen ergibt sich zunächst, dass, wie vorauszusehen war, die stärkere Frostwirkung die Keimfähigkeit der angequollenen Samen weitaus stärker schädigt, als die schwächere. Von den 27 Samenarten, die zum Versuche verwendet wurden, büssten beim Gefrieren bei  $-10^{\circ}\text{C.}$  blos 5<sup>1)</sup> ihre Keimfähigkeit gänzlich ein, bei  $-24^{\circ}\text{C.}$  aber deren 10<sup>2)</sup>. Auch ging der Keimungsprocess nach der Einwirkung des strengeren Frostes viel langsamer von statten. — Von den Getreidearten sind jene angequollenen Samenkörner am meisten dem Erfrieren ausgesetzt, welche beim Einweichen innerhalb 24 Stunden mehr Wasser aufzunehmen vermögen. Ordnet man dieselben absteigend, so geht Roggen allen übrigen voran, dann folgt nackte Gerste, Hafer, Weizen, bespelzte Gerste, Mais, Mohrrhirse, Rispenhirse; fast in gleicher Reihenfolge würde man sie aber auch nach ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber der Frostwirkung anzuordnen haben. Aehnliches gilt von den Samen der Hülsenfrüchtler. Was die durch einen reichlichen Ölgehalt sich auszeichnenden Samen anlangt, so scheint es, als ob dieselben durch das Gefrieren einen geringeren Schaden nehmen würden.

Die Versuche wurden ausschliesslich mit den Samen von Culturpflanzen angestellt. Gewiss sind diejenigen der wildwachsenden Pflanzen noch weit widerstandsfähiger. „Die meisten unserer einjährigen Gewächse müssten sonst bei öfterer Wiederkehr strenger Winter nach und nach verschwinden, namentlich in Gegenden, wo der Boden ohne Schneedecke schutzlos dem strengsten Froste preisgegeben ist.“

Es blieb jetzt noch zu untersuchen übrig, wie denn in verschiedenen Keimungsstadien befindliche Samen von der Wirkung des Frostes afficirt werden. Ich führte zu diesem Behufe mit den Früchten und Samen von *Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Hordeum vulgare*, *Zea-Mais*, *Cannabis sativa*, *Trifolium pratense*, *Agrostemma Githago* und *Sinapis arvensis* eine Anzahl von

<sup>1)</sup> Nackte Gerste, Ackerbohne, Erbse, Linse, Luzerne.

<sup>2)</sup> Ausser den genannten noch: Hafer, Leindotter, Pferdebohne, Platt-erbse, Kichererbse.



Versuchen durch, welche von nicht uninteressanten Resultaten begleitet waren. Einer dieser Versuche sei hier zur Mittheilung gebracht.

Von jeder zu demselben verwendeten Samenspecies liess ich drei Partien, und zwar zu je 100 Körnern, keimen; jede Partie wurde um einen Tag später zwischen feuchte Flanellfleckchen gebracht, so dass mir am 4. Tage, an welchem die keimenden Samen in den Kältemischungs-Apparat versetzt wurden, Keimpflänzchen im Alter von 3 und 2 Tagen, sowie imbibirte Samen, deren Quellzeit bloß durch 24 Stunden währte, zu Gebote standen. Die Temperatur des Versuchsraumes betrug in dieser Zeit 18—20° C. Eine vierte Partie, welche gleichzeitig mit der ersten zum Keimen ausgelegt wurde, befand sich bis zum vierten Tage in einem Keller, worin eine Temperatur von bloß 8° C. herrschte. Ich beabsichtigte nämlich zu ermitteln, ob nicht, abgesehen vom Entwicklungszustande, die Höhe der Temperatur, bei welcher das Keimen erfolgt ist, an und für sich einen Einfluss auf die Widerstandsfähigkeit der Keimpflanzen ausübe. — Am Morgen des vierten Tages begann nun, wie gesagt, der eigentliche Gefrierversuch. Die Temperatur sank im Innenraume des Kältemischungs-Apparates bis gegen Abend allmählig auf — 1.5° C. und betrug am folgenden Morgen noch — 1° C. Die Kältemischung wurde nun erneuert und im Laufe des Vormittags erniedrigte sich die Temperatur auf — 5° C. Nachdem sie durch einige Stunden stationär geblieben, stieg sie wieder und am Morgen des dritten Tages begann nach Entfernung eines Theiles der Kältemischung das allmähliche Aufthauen. Am vierten Tage nach Beginn der Frostwirkung konnte bei 18—21° C. die Fortsetzung des Keimungsactes erfolgen. In der nachstehenden Tabelle findet man die jeweilige Anzahl der keimenden Samen und weiterwachsenden Keimlinge verzeichnet.



Samenart.	Alter der keimenden Samen			
	3 Tage	2 Tage	1 Tag	3 Tage
	Keimungstemperatur 18—20° C.			K. temp. 8° C.
<i>Triticum vulg.</i> . . . . .	92	76	17	96
<i>Secale cereale</i> . . . . .	98	84	38	100
<i>Zea-Mais</i> . . . . .	0	3	24	0
<i>Cannabis sat.</i> . . . . .	15	41	81	83
<i>Agrostemma Gith.</i> . . .	10	74	85	97
<i>Trifolium prat.</i> . . . . .	7	26	78	82

*Hordeum vulgare*, welches bei dem hier mitgetheilten Versuche nicht zur Verwendung gelangte, ergab bei anderen Versuchen ganz ähnliche Verhältnisszahlen wie Weizen und Roggen. *Sinapis arvensis* schloss sich den übrigen an.

Man sieht aus dem Vorstehenden, dass mit Ausnahme des Weizens, Roggens und der Gerste die Frostwirkung einen um so schädlicheren Einfluss auf den keimenden Samen ausübt, je weiter das Keimungsstadium vorgeschritten ist, in dem er sich eben befindet. Es war dies übrigens fast schon von vorneherein zu erwarten. Die früher erwähnten drei Getreidearten und wahrscheinlich auch noch andere Gräser zeigen aber gerade das Umgekehrte: Je älter die Keimpflanze, desto leichter übersteht sie die Wirkung des Frostes. Ich muss aber dazu bemerken, dass letzteres nur dann zutrifft, wenn das Aufthauen der gefrorenen Keimlinge und imbibirten Samen sehr langsam von statten geht. Bei raschem Aufthauen kehrt sich das Verhältniss leicht um.

Sehr auffällig ist die ausserordentliche Widerstandsfähigkeit, welche die bei niederer Temperatur sich entwickelnden Keimlinge der Wirkung des Frostes gegenüber erkennen lassen. Obwohl ihre Entwicklung in dem hier mitgetheilten Versuche fast ebenso weit vorgeschritten war, wie die der 2 Tage alten Keimlinge, welche bei 18—20° C. wuchsen, so übertrafen sie in obiger Hinsicht doch selbst die bloß einen Tag alten Keimpflänzchen (Roggen und Hanf) und angequollenen Samen. Bei anderen Versuchen legte ich diese Partie um 2—3 Tage früher zum Keimen aus, als die erste bei 18—22° C. keimende, so dass sich zu Beginn des eigentlichen Gefrierversuches die bei 8° C. keimenden



Pflänzchen noch weiter entwickelt und die schon 2 Tage alten Keimlinge der anderen Gruppe bereits vollständig erreicht oder selbst überholt hatten. Nichtsdestoweniger war ihre Resistenz noch weitaus die grösste. Dieselbe zeigte sich aber nicht blos in dem höheren Procentsatze der sich weiter entwickelnden Pflänzchen, sondern auch in dem frischen, vollkommen gesunden Aussehen derselben; dagegen verkrüppelte eine grosse Anzahl der übrigen Keimpflanzen, auch im Falle ihres Weiterwachsens. — Die Frage, welche wir uns oben stellten, ob nämlich die Keimungstemperatur an und für sich einen Einfluss auf die Widerstandsfähigkeit der Keimpflanzen gegenüber der Wirkung des Frostes ausübe, ist also zu bejahen, und zwar in dem Sinne, dass mit der sinkenden Keimungstemperatur eine Zunahme der Widerstandsfähigkeit des keimenden Samens oder des Keimpflänzchens verbunden ist.<sup>1)</sup>

Aus der Thatsache, dass Samen, welche sich in einem jüngeren Keimungsstadium befinden, resistenter sind als ältere Keimpflänzchen, — von den Getreidearten und den Gräsern überhaupt sehen wir vorläufig ab — ergibt sich nun ohne weiters, welcher Art die Schutzeinrichtungen sein müssen, die das Ueberwintern des keimenden Samens so gefahrlos als möglich gestalten sollen. Es handelt sich hier lediglich um ein möglichst langes Hinausschieben des Keimens der im Herbste reif gewordenen Samen. Oder, was vielleicht richtiger ist, um ein möglichst langes Zurückhalten des Keimlings im Inneren der Samenhülle.

Nicht selten mag dieses Ziel schon durch den Einfluss der

<sup>1)</sup> Zu einem ähnlichen Resultate gelangte auch mein Vater, Fr. Haberlandt, welcher in verschiedenen Töpfen die Samen mehrerer landw. Culturpflanzen anbaute, dieselben theils im Warmkasten bei 20—24° C., theils im Gewächshause bei 10—12° C. keimen und sich entwickeln liess, und nachdem die Pflänzchen Ende December ungefähr jene Grösse erreicht hatten, in der sie gewöhnlich zu überwintern pflegen, die Töpfe Nachts in's Freie stellte oder in einen Kältemischungs-Apparat brachte. Dabei ergab sich, dass der Weizen und Roggen des Warmkastens schon bei min. 10—12° C. erfror, dagegen jener des Gewächshauses erst bei — 20 und 24° C. Die Raps- und Erbsenpflanzen, welche im Warmkasten aufwuchsen, gingen schon bei einer Temperatur von — 6° C. vollständig zu Grunde, diejenigen, welche im Gewächshause gezogen wurden, bei — 10 5° C. nur theilweise. (Wissenschaftl. praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, I. Bd., p. 246.)



Testa oder der Fruchtschale erreicht werden, die ja den Quellprocess stets mehr oder minder verlangsamt. Der Same kann derart, wenn auch die sonstigen Umstände günstig sind, den Winter selbst in noch ungequollenem Zustande überdauern. Gewöhnlich ist aber der Einfluss der Samenhülle bloß ein untergeordneter Factor jener Verzögerung.

Eine andere Einrichtung, welche das Austreten der Keimtheile aus den keimenden Samen hintanhält, besteht darin, dass der Embryo in dem zwar reifen, aber noch ruhenden Samenkorne sehr unvollständig entwickelt ist. Während der ersten Keimungsstadien, die aber oft viele Wochen in Anspruch nehmen können, ist dann der Keimling mit der weiteren Ausbildung seiner noch unentwickelten Organe auf Kosten der im Endosperm vorhandenen Reservestoffe beschäftigt. — Aeusserlich erleidet das imbibirte Samenkorn dabei gar keine Veränderungen und scheinen es die Keimungsagentien gar nicht zu berühren. Wenn dann endlich der Keimling im Stillen so weit herangewachsen ist, dass die Sprengung der Samenhülle schon nahe bevorsteht, so ist doch auch die Temperatur des Herbstes schon so sehr herabgesunken, dass der völlige Stillstand des Wachstums tagtäglich eintreten kann. Der Winter unterbricht dann den Keimungsprocess in einem für den Keimling noch sehr günstigen Stadium.

Als schönstes Beispiel einer solchen Einrichtung lässt sich der Same von *Eranthis hiemalis* anführen. Derselbe ist etwa von der Grösse eines Hirsekorns, enthält aber für den oberflächlichen Beobachter bloß Endospermgewebe. Thatsächlich ist er bisweilen als im ruhenden Zustande noch völlig keimlos angesprochen worden <sup>1)</sup> — So klein ist der Embryo, dass man sich vorerst genau über seine muthmassliche Lage orientiren muss, bevor es nach einem glücklichen Schnitte gelingt, denselben als ein kleines liches Pünktchen im dunkeln Endospermgewebe wahrzunehmen. Eine Gliederung ist aber selbst mittelst einer starken Loupe nicht bemerkbar. Unter dem Mikroskope erscheint er schwach herzförmig ausgerandet, eben erst die Anlage der beiden Keim-

<sup>1)</sup> Vgl. Baillon, Sur l'embryon et la germination des graines de l'*Eranthis hiemalis*, Bull. de la Soc. Linnéenne de Paris, 1874, p. 14 ff.



blätter zeigend, mit vollständig intactem Embryoträger. Sein Entwicklungszustand ist ungefähr derselbe, wie ihn Hanstein auf Taf. II Fig. 33 seiner bekannten Abhandlung über „die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen“ für *Capsella bursa pastoris* zur Darstellung bringt. — Von diesen Samen weiss man nun schon seit längerer Zeit, dass sie unter allen Umständen erst im Frühjahr „keimen“, und sich in dieser Gewohnheit selbst durch die schönsten Herbsttage und den mildesten Winter nicht beirren lassen. Die Erklärung hiefür ist nach dem Vorausgegangenen selbstverständlich. — Nach Irmisch<sup>1)</sup> gehört auch *Ranunculus Ficaria* zu jenen Pflanzen, „deren Embryo sich unter angemessenen Aussenverhältnissen erst nach Lostrennung der Früchte oder auch der Samen von der Mutterpflanze im Laufe des Sommers und Herbstes vollständig ausbildet.“ — Hieher gehören überhaupt all' diejenigen, an einen regelmässig wiederkehrenden Winter gewöhnten Pflanzenarten, deren Samen ein reichlich entwickeltes Endosperm besitzen und dabei erst ziemlich spät reifen. Sie alle erfahren hinsichtlich des soeben auseinandergesetzten Verhältnisses eine für das Schicksal der Keimpflanze nicht selten entscheidende Begünstigung.

Die dritte, ein vorzeitiges Keimen der Samen hintanhaltende Einrichtung bestünde endlich in der schon oftmals behaupteten, bislang aber immer nur sehr wahrscheinlichen Ruheperiode, welche die Samen gewisser Pflanzen nach ihrer Reife aus rein inneren Ursachen durchmachen müssen, bevor sie von den äusseren Keimungsbedingungen überhaupt beeinflusst werden. Gewiss ist in diesem Falle der Vergleich des im Samen schlummernden Keimlings mit der überwinternden Laubknospe zulässig. So wie selbst warme, sonnige Tage des Spätherbstes das Austreiben der Knospen nicht zur Folge haben, weil eine durch Anpassung erworbene und durch Erblichkeit längst gefestigte Periodicität des Wachstums den Einfluss anormaler Wärmeverhältnisse vollständig überwiegt, ebenso können die Keimlinge in den vom mütterlichen Spross sich lostrennenden Samen, da für sie ja ähnliche biologische Momente massgebend sind, wie für die Laubknospen, einer

<sup>1)</sup> Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen, Halle 1854, I. Heft, p. 10.



solchen höchst vortheilhaften biologischen Eigenthümlichkeit gleichfalls theilhaftig geworden sein. Denn dass in dieser Hinsicht der Keimling zum mindesten ebenso adaptionsfähig ist, wie die Laubknospe, kann ohneweiters bejaht werden. — Auch der Vergleich mit den noch in der warmen Jahreszeit gelegten Eiern vieler Schmetterlinge und anderer Insecten, deren Ausbrütung aber dennoch erst in's nächste Frühjahr fällt, ist hier ganz zutreffend. Und haben wir nicht in den Dauersporen mancher Pilze eigentlich genau dieselbe Erscheinung vor uns?

Dank der soeben besprochenen Einrichtungen keimt also die Mehrzahl der Samen unserer einheimischen Gewächse erst nach den glücklich überstandenen Gefahren des Winters. Eine immerhin beträchtliche Zahl von Pflanzenarten lässt aber ihre Keimlinge trotzdem in einem schon ziemlich weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium überwintern. Es gilt dies namentlich für diejenigen Pflanzen, deren Samenreife noch in die Zeit des Sommers fällt. Schon im Juli und August kann man auf Waldeslichtungen und an den Rainen der Felder zahlreiche Keimpflänzchen aufspriessen sehen; dieselben sind aber, nachdem sie in ihren unterirdischen Theilen eine genügende Menge von Reservestoffen aufgespeichert haben, bei Wintersanbruch schon so weit erstarkt, dass sie den Verlust ihrer oberirdischen Organe gefahrlos ertragen können. Allein auch die spät keimenden Pflänzchen sind den Einflüssen der Winterkälte nicht schutzlos preisgegeben. Wir haben oben gesehen, dass Keimpflanzen, welche bei niedrigen Temperaturen aufwachsen, der Frostwirkung gegenüber sich als sehr widerstandsfähig erweisen, und für die zarte Keimpflanze des Spätherbstes wird diese Bedingung ja meistens erfüllt sein.

Eine sehr merkwürdige, an dieser Stelle anzuführende Schutz-einrichtung finde ich in einer Abhandlung A. Winkler's<sup>1)</sup> besprochen. Es wird dort nämlich die auch von Irmisch u. A. beobachtete Erscheinung des „Zurückgehens der hypokotylen Achse in den Erdboden“ mitgetheilt. „Bei *Ranunculus repens*, *Delphinium Consolida*, *Trifolium pratense*, *Potentilla mixta* u. *verna*, *Oenothera biennis*, *Prunella vulgaris* u. A., deren Keimblätter ur-

<sup>1)</sup> Ueber die Keimblätter der deutschen Dikotylen, in den Verhandl. des bot. Vereines der Provinz Brandenburg, Jahrg. XVI, II. H., p. 16.



spränglich 1 Cm. und höher über dem Erdboden stehen, verkürzt sich die Achse im Laufe des Wachthums so, dass die Keimblätter schliesslich in den Erdboden hineingezogen werden und dabei zu Grunde gehen. Es zeigt sich dieses bei Pflanzen, welche ihren Vegetationsprocess nicht in einem Sommer vollenden, sei es nun, dass es Exemplare betrifft, welche im Herbste gekeimt haben, (*Delphinium*, *Ranunculus*) oder dass es überhaupt zwei- und mehrjährige Pflanzen sind.“ Die Frage nach der physiologischen Ursache dieser gewiss auffallenden Erscheinung lässt Winkler unentschieden. Wenn es mit letzterer überhaupt seine Richtigkeit hat, so sind es unzweifelhaft im Erdboden vor sich gehende Nutationen des hypokotylen Stengelgliedes und vielleicht auch der Hauptwurzel, welche die unmittelbare Veranlassung dazu bilden. An eine buchstäbliche „Verkürzung der Keimachse“ ist selbstverständlich nicht zu denken.

Wir haben bei den bisherigen Erörterungen bloß das eine klimatische Temperaturextrem, die Winterkälte, berücksichtigt. Wenn wir nun auch das andere Extrem, die hohen Temperaturen, in's Auge fassen, so kommen wir auf eine zwar schon längst zum Gegenstande ausführlicher Untersuchungen gewordene Eigenthümlichkeit der keimenden Samen zu sprechen, die aber von dem hier vertretenen Standpunkte aus noch nicht eingehender erörtert wurde.

Man hat nämlich bisher die beiden äussersten Temperaturgrenzen, innerhalb welcher das Keimen einer bestimmten Samenart stattfinden kann, ferner jene Temperatur, bei welcher es am sichersten und schnellsten stattfindet, die sogenannten Maxima, Minima und Optima der Keimungstemperaturen einfach als physiologische Thatfachen hingenommen, ohne sich weiter mit der Frage zu beschäftigen, von was für Factoren dieselben eigentlich abhängig sind. Es ist bislang noch nicht versucht worden, sie auch mit den biologischen Verhältnissen, in denen sich der keimende Same befindet, in einen näheren Zusammenhang zu bringen. Diesen letzteren, insoweit ein solcher thatsächlich existirt, klar zu legen, ist die Aufgabe der nachfolgenden Auseinandersetzung.



Wenn man, von rein physiologischen Gesichtspunkten ausgehend, den Keimungsprocess, wie jeden anderen Lebensvorgang, als die Gesammtheit zahlreicher ineinandergreifender physikalischer und chemischer Einzelvorgänge auffasst, so haben die vorhin erwähnten Keimungstemperaturen ihre ganz bestimmte, wohl umgrenzte Bedeutung. Dieselbe drückt zugleich den physiologischen Hauptfactor aus, von welchem die Keimungstemperaturen abhängen. Weil aber der keimende Same, wie jedes andere organisirte Wesen, auch etwas durch Anpassung an die äusseren Verhältnisse allmählig Gewordenes darstellt, so ist wohl von vorneherein anzunehmen, dass beim Zustandekommen der Maxima, Minima und Optima der Keimungstemperaturen auch ein zweiter, biologischer Factor mit in's Spiel getreten sei.

Dieser Factor ist in der Anpassung des keimenden Samens an die wechselnden Bodentemperaturen zu suchen.

So lange die Temperatur der Erdoberfläche oder der obersten Schichten des Bodens, in welchen die keimenden Pflanzensamen ruhen, das betreffende Optimum der Keimungstemperatur nicht überschreitet, sind ihre Schwankungen dem Wachsthum der Keimlinge förderlich<sup>1)</sup>. Sobald aber die Bodentemperatur über dieses Optimum oder gar über das Maximum hinausgeht — und man muss annehmen, dass auf besonnten Böden dies häufig genug der Fall ist — macht sich eine Verzögerung, ja eine directe Schädigung des Wachstums geltend. Je mehr nun ein bestimmtes Samenindividuum durch das nie fehlende Excessivwerden der Bodentemperaturen im Wachstume beeinträchtigt wird, je niedriger also das Maximum liegt, welches es vermöge seiner individuellen Organisation noch zu ertragen im Stande ist, desto grösser wird für dasselbe die Gefahr des früheren oder späteren Zugrundegehens. Derjenige Keimling aber, welcher durch solche Ueberschreitungen weniger leidet, hat mehr Aussicht auf gedeihliche Fortentwicklung. Aehnlich verhält es sich mit dem Minimum der Keimungstemperatur. Wenn die Temperaturen des Bodens unter dasselbe sinken, so wirken sie auf den keimenden Samen zwar noch nicht unmittelbar schädi-

<sup>1)</sup> Vgl. Pedersen, „Haben die Temperaturschwankungen als solche einen ungünstigen Einfluss auf das Wachsthum?“ in den Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, I. Bd. (1874), p. 563 ff.



gend ein, sondern sistiren zunächst blos den Keimungsvorgang; allein der daraus entspringende Zeitverlust ist für den Keimling in dem Falle, als dessen weiteres Wachsthum unmittelbar bevorsteht, jedenfalls nachtheilig. Er bleibt zurück und geht wahrscheinlich im Kampfe um's Dasein zu Grunde. Je weniger oft also die Bodentemperatur unter das Minimum der Keimungstemperatur hinabgeht oder mit anderen Worten, je niedriger dieses Minimum rücksichtlich gewisser Bodentemperatursgrenzen gelegen ist, desto besser für den keimenden Samen. Wir können demnach die Maxima und Minima der Keimungstemperaturen als durch die natürliche Zuchtwahl vermittelte Anpassungserscheinungen an die Maxima und Minima der Bodentemperaturen ansehen und zwar jener Bodentemperaturen, welche sich eben zur Zeit einstellen, in welcher der betreffende Same gewöhnlich keimt. In dem einen Jahre gestalten sich die Witterungsverhältnisse derart, dass die Temperatur des Bodens zu wiederholtenmalen ausnehmend hoch steigt; in einem solchen Jahre werden die Samen hinsichtlich des Maximums ihrer Keimungstemperatur auf die Probe gestellt. In einem anderen Jahre wieder sind die Bodentemperaturen fortwährend sehr niedrig und nun zeigt es sich, welche Samenindividuen sich an dieses Extrem am besten anschmiegen. So accomodirt sich der Keimling in der langen Reihe auf einanderfolgender Generationen an beide Extreme.

Wie steht es nun mit dem Optimum der Keimungstemperaturen? Wenn der keimende Same durch die in entgegengesetzter Richtung erfolgenden Abweichungen vom Optimum in ganz gleicher Weise afficirt würde, so müsste sich eine durch Anpassung vermittelte Coincidenz der Optimaltemperatur mit der in der Keimungszeit herrschenden mittleren Bodentemperatur herstellen. In diesem Falle wären nämlich die täglichen Zeitabschnitte, in welchen der Keimling blos günstigen, das Wachsthum möglichst beschleunigenden Temperaturen ausgesetzt wäre, am längsten. Nun ist aber jene Voraussetzung unrichtig. In der Natur des Keimungsprocesses, als eines physiologischen und speciell eines Wachsthumsvorganges, liegt es, dass Ueberschreitungen des Optimums viel rascher eine Beeinträchtigung desselben



herbeiführen und dem Keimlinge einen unreparirbaren Schaden zufügen, als die den Keimungsvorgang einfach verlangsamenden Temperaturen unter dem Optimum. Nach den Untersuchungen meines Vaters<sup>1)</sup> keimen Maiskörner bei:

20° R. innerhalb 56 Stunden

25° „ „ 48 „

30° „ „ 48 „

35° „ „ 80 „

Das Optimum liegt hier zwischen 25° und 30° R. Eine um 5° niedrigere Temperatur verzögert das Keimen um bloß 8 Stunden, eine um 5° höhere aber um 32 Stunden. Kürbissame, dessen Keimungstemperatur-Maximum zwischen 35° bis 40° R. liegt, keimt bei:

25° R. zu 100% in 48 Stunden

30° „ „ 100% „ 32 „

35° „ „ 50% „ 72 „

Das Optimum beträgt hier also circa 30° R. Ein Minus von 5° ändert nichts im Procentsatze der keimenden Körner und verzögert die Keimung um 16 Stunden. Ein Plus von 5° aber lässt 50% der Samen ganz zu Grunde gehen und verzögert das Keimen um 40 Stunden. — Derartige Beispiele liessen sich noch zu mehreren anführen. Und weil nun der unmittelbarste Ausdruck für diese Thatsache darin gipfelt, dass das Optimum der Keimungstemperatur dem Maximum näher liegt als dem Minimum, so ist dieses soeben angeführte Verhältniss in erster Linie eine physiologische Forderung. Was aber die grössere oder geringere Annäherung des Optimums an das Maximum anlangt, so entscheidet darüber derselbe biologische Factor, wie vorhin. Je seltener die Bodentemperaturen nach oben zu excessiv werden, desto mehr darf sich das Optimum vom Maximum entfernen. Je häufiger aber das Ersterere eintritt, desto näher rückt, damit Ueberschreitungen des Optimums möglichst vermieden werden, dasselbe dem Maximum. Bei den Samen von Culturpflanzen wärmerer Klimate

<sup>1)</sup> Fr. Haberlandt, Die oberen und unteren Temperaturgrenzen für die Keimung der wichtigeren landw. Sämereien. Landw. Versuchsstationen, B. XVII, 1874, p. 111.



ist nach der Angabe meines Vaters <sup>1)</sup> diese Annäherung eine sehr auffällige. So liegt z. B. das Optimum der Keimungstemperatur von *Sesamum orientale* bei circa 35° C., das Maximum bei circa 42°; der Unterschied beträgt also 7° C. — Bei der Gerste liegt dagegen das Optimum bei circa 20° C., das Maximum bei 34°, was eine Differenz von 14° C. ergibt.

Insofern also die Schwankungen der Bodentemperaturen auf die Lage des Optimums gleichfalls von Einfluss sind, darf auch hinsichtlich dieser Keimungstemperaturen von einer Anpassungserscheinung die Rede sein.

Das bisher Gesagte gilt aber, ich wiederhole es nochmals, nur in einem beschränkten Sinne. Denn erstens wird dadurch bloß ein secundärer, bis jetzt allerdings übergangener Factor beleuchtet und zweitens kann derselbe nur dort eine wirksame Rolle spielen, wo ein entschieden auftretendes Excessiv-werden der Bodentemperaturen eine derartige Anpassung überhaupt erst nothwendig macht.

Pflanzen, welche auf freiem, besonnten Lande wachsen, auf dem sich vielleicht überdies der Boden in Folge seiner Zusammensetzung leicht und stark erwärmt, werden jedenfalls in die Lage kommen, sich den Bodentemperaturen in der besprochenen Weise accomodiren zu müssen. Damit ist aber noch immer nicht gesagt, dass die Maxima und Minima der Keimungs- und Bodentemperaturen auch thatsächlich zusammenfallen müssen. Wenn z. B. das Maximum der Keimungstemperatur des Weizens bei circa 35° C. liegt, so wird durch diese Angabe nicht etwa zugleich ausgedrückt, dass sich die oberste Schicht des Erdbodens in jenen Ländern, wo man Weizen baut, zur Saatzeit auf höchstens 35° C. erwärme. Man muss sich eben vergegenwärtigen, was die sogenannten Maxima und Minima der Keimungstemperaturen eigentlich bedeuten und wie sie ermittelt wurden. Sie stellen bekanntlich die höchsten und beziehungsweise niedrigsten constanten Temperaturen vor, bei welchen das Keimen der Samen überhaupt noch stattfindet. In der Natur aber gibt es nur schwan-

---

<sup>1)</sup> Fr. Haberlandt, Die untere und obere Temperatursgrenze für die Keimung der Samen einiger Culturpflanzen wärmerer Klimate. Wissensch.-prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, I. Bd., p. 120, 121.



kende Temperaturen und nie kann ein Same länger als durch einige Stunden einer besonders hohen Temperatur ausgesetzt sein. Es darf uns daher nicht Wunder nehmen, wenn die Maxima der Bodentemperaturen die damit nicht direct vergleichbaren Maxima der Keimungstemperaturen oft überschreiten, die Minima aber niedriger ausfallen.

Uebrigens ist die Uebereinstimmung doch eine verhältnissmässig befriedigende. Das Maximum der Keimungstemperatur liegt bei unseren vier Getreidearten zwischen  $31^{\circ}$ — $37^{\circ}$  C. Das Maximum der Bodentemperatur beträgt zur Saatzeit (im September) je nach dem Feuchtigkeitsgehalte  $35^{\circ}$ — $40^{\circ}$  C. Die Differenz ist also nur unbedeutend. — Hinsichtlich der unteren Temperatursgrenze ist zu bemerken, dass nach den neueren Untersuchungen von Kerner<sup>1)</sup>, Uloth<sup>2)</sup> und Fr. Haberlandt<sup>3)</sup> das Keimen der Samen von zahlreichen unserer einheimischen Gewächse schon bei  $0^{\circ}$ — $3^{\circ}$  C. über dem Eispunkte stattfindet. Namentlich gilt dies, wie von Kerner gezeigt wurde, für die Samen der Alpenpflanzen, bei welchen das Vortheilhafte einer solchen Einrichtung allsogleich auffällt. Für einige Culturpflanzen, welche wärmeren Klimaten angehören und eine so ausnehmend tiefe Lage des Minimums nicht nöthig haben, wurde dasselbe von meinem Vater bei  $12^{\circ}$ — $15^{\circ}$  C. liegend gefunden.

Bei allen Schatten-, Sumpf- und Wasserpflanzen fehlt hinsichtlich der oberen Temperatursgrenze die Nöthigung zu einer derartigen Accomodation. Die Temperaturen des beschatteten Bodens und des Wassers sind so gemässigt, dass sie von den rein physiologischen Maximis der Keimungstemperaturen, welche hier unbeeinflusst von dem genannten biologischen Factor zur Geltung gelangen, weit überholt werden. Diese Maxima betragen z. B. nach Tietz<sup>4)</sup> für *Acer platanoides*  $26^{\circ}$  (Celsius?), für *Alnus glutinosa*  $33^{\circ}$ , für *Pinus Larix*  $34^{\circ}$ .

<sup>1)</sup> Sitzungsberichte des naturwissenschaftl.-medizinischen Vereines zu Innsbruck, 15. Mai 1873; Bot. Zeitung 1873, p. 437.

<sup>2)</sup> Flora 1871, Nr. 121, und 1875 p. 266.

<sup>3)</sup> Ueber die untere Grenze der Keimungstemperatur der Samen unserer Culturpflanzen, l. c. p. 109 ff.

<sup>4)</sup> Ueber die Keimung einiger Coniferen und Laubhölzer bei verschiedenen aber constanten Temperaturen. Inaugural-Dissertation 1874, p. 29.



Wir haben bis jetzt, von dem Ueberwintern des keimenden Samens und der Keimpflanzen ausgehend, das Verhältniss derselben zu den Extremen der Temperatur beobachtet. Es wird nun in ähnlicher Weise zuerst die Beziehung der durch Feuchtigkeitsmangel hervorgerufenen Vegetationsruhe zum Keimen der Samen und hieran anschliessend das Verhalten der Keimpflanzen gegenüber vollständiger Dürre einer- und übermässiger Feuchtigkeit andererseits zu besprechen sein.

Was den ersten Punkt anlangt, so erledigt sich derselbe durch den Umstand, dass, wenn nach der Samenreife die trockene Jahreszeit eintritt, der Same unter allen Verhältnissen im ruhenden Zustande verharren muss. Hier sind in Folge des Mangels einer wesentlichen Keimungsbedingung keine besonderen Einrichtungen nöthig, welche das Keimen der Samen möglichst lange hinausschieben. Dass dasselbe zur geeignetsten Zeit von statten geht, ergibt sich hier meist von selbst. Dem ruhenden Samen bleibt dann zur möglichst vollständigen Ausnützung der gegebenen Vegetationsperiode nur übrig, auf das Einwirken der Keimungsbedingungen so rasch als möglich zu reagiren. Nicht umsonst liegt bei den echten Gräsern, dieser an das Steppenklima so vorzüglich angepassten Vegetationsform, der Embryo dem Endosperm blos seitlich an, zugänglich dem leisesten Anstosse seitens der äusseren Keimungsbedingungen. — Wenn aber bestimmte Gräser, ihre Verbreitungsgrenzen erweiternd, eine durch Wärme- und nicht durch Feuchtigkeitsmangel hervorgerufene Vegetationsruhe zu überdauern haben, wie dann? Geben sie die vorhin erwähnte Eigenthümlichkeit des raschen Afficirtwerdens der Samen auf? Oder wissen sie dieselbe mit dem „Ueberwintern“ zu vereinigen? Der am Anfange dieses Capitels mitgetheilte Gefrierversuch scheint hierauf eine ziemlich bestimmte Antwort zu geben. Sie lautet dahin, dass, wenigstens bei den dort erwähnten drei Getreidearten, an der Eigenschaft schnell zu keimen nicht gerüttelt wird, dafür aber, eben weil diese Eigenschaft ein bereits vorgeschrittenes Entwicklungsstadium der überwinternden Keimpflanzen wahrscheinlich macht, im Gegensatze zu anderen Pflanzen gerade die schon weiter entwickelten Keimlinge der Winterkälte besser widerstehen.



Wir sagten vorhin, dass sich das rechtzeitige Keimen der Samen jener Pflanzen, welche an eine durch Feuchtigkeitsmangel verursachte Periodicität des Wachstums gewöhnt sind, in den meisten Fällen von selbst ergibt. Bisweilen scheint aber doch auch die Mutterpflanze dasselbe durch gewisse biologische oder anatomische Eigenthümlichkeiten zu unterstützen. So spricht Grisebach <sup>1)</sup> von einer Beobachtung Schweinfurth's, nach welcher in Nubien viele Holzgewächse noch vor dem Beginn der Regenzeit „von den letzten Säften des Stammes zehend“, ihre Blüthen entfalten, während die Blattknospen noch gegen die Sonnengluth fest verschlossen sind. Es ist gleichsam, fügt Grisebach hinzu, „als ob die Pflanze ein Trieb beseele, der vorausieht, dass die schwellende Frucht mehr Feuchtigkeit bedarf, als die Blume, oder damit der gereifte Samen noch zu günstiger Zeit keimen könne.“ — Auch auf die Jerichorose, *Anastatica hierochuntica*, macht der letztgenannte Forscher aufmerksam, bei welcher die dürre Mutterpflanze erst dann die Samen austreut, wenn die im trockenen Zustande geschlossenen Schötchen durchfeuchtet werden.

Allein trotz aller Mittel, welche die Natur aufwendet, um die Samen zur günstigsten Zeit keimen zu lassen — in unseren Breiten nach dem Schmelzen des Schnees im Frühjahr, unter den Tropen mit Eintritt der Regenzeit — und trotz des oft sehr auffälligen Strebens der Keimlinge, ihre Wurzeln so rasch als möglich in tieferes Erdreich zu senken, ist doch ein vollständiges Austrocknen der Keimpflanzen eine so naheliegende und oft eintretende Eventualität, dass der Bestand gar mancher Pflanzenspecies in Frage gestellt wäre, wenn sich die Keimpflanzen hinsichtlich ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber den Folgen der Dürre nicht zäher erwiesen, als die erwachsene Pflanze. Nicht dass die Keimpflanzen über besondere morphologische Schutzeinrichtungen, wie Haarüberzüge, stark cuticularisirte Oberhäute u. dgl. verfügten, welche in so ausgezeichnete Weise an vielen Steppen- und Wüstenpflanzen gefunden werden. <sup>2)</sup> Solche Schutz-

<sup>1)</sup> Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung, Leipzig 1872, II. Bd., p. 119, 120.

<sup>2)</sup> Vgl. Grisebach, l. c. II. Bd., p. 91 und an anderen Stellen des Werkes.



mittel sind nur wirksam, wenn die Pflanze nebenbei noch eine ansehnliche Menge von Reservefeuchtigkeit besitzt. Der Keimling gleicht aber jenen Gewächsen in einer anderen Hinsicht: Er erträgt eine wiederholte Austrocknung, ohne dass seine Lebensfähigkeit dabei verloren geht.

Schon Th. de Saussure<sup>1)</sup> hat dies durch eine Reihe von Versuchen sichergestellt. Er experimentirte mit den Samen verschiedener Futterpflanzen und fand, dass die meisten von ihnen eine durch Austrocknung verursachte Unterbrechung ihres Wachstums ganz gut vertragen. Die Samen konnten dabei selbst auf 35—70° C. erwärmt werden. Eine Ausnahme bildeten bloß die Garten- und Feldbohne, der Mohn, die Rapunzel und der Mais. — Bestätigt und erweitert wurden diese Versuche in neuerer Zeit durch C. Nowoczek<sup>2)</sup>; welche hierzu die Keimlinge des Weizens, der Gerste, des Hafers, Mais, Rapses, der Erbse und des Rothklees verwendete. Die Samen wurden nach einer Quellungsdauer von 48 und 24 Stunden getrocknet<sup>3)</sup> und dann zwischen befeuchteten Flanelllappen zum Keimen ausgelegt. Die keimenden Samen trocknete man hierauf bei einer Temperatur von 15 — 20° C. neuerdings und legte sie dann wieder zum Keimen aus. Die Unterbrechung des Wachstums erfolgte immer erst, wenn die nachwachsenden Wurzeln und Stengeln eine Länge von 1 Cm. erreicht hatten. Das Verfahren wurde so lange fortgesetzt, bis bei sämtlichen Keimlingen die Keimungs- und weitere Entwicklungsfähigkeit erloschen war. In einer Tabelle werden neben den diesbezüglichen Zeitangaben die Resultate übersichtlich zusammengestellt, aus welcher ich einige der interessanteren heraushebe.

Von je 100 Körnern keimten

	nach 1-	2-	3-	4-	5-	6-	7mal. Austrocknen
vom Weizen ..	75	70	57	31	25	10	1
„ Hafer ....	90	83	77	62	40	27	8
„ Raps .....	85	55	27	17	1	—	—
„ Lein .....	88	78	30	9	—	—	—
von der Erbse.	87	38	3	—	—	—	—

<sup>1)</sup> Annales des sciences nat., Botanique, Janv. 1827, p. 86.

<sup>2)</sup> Ueber die Widerstandsfähigkeit junger Keimlinge, Wissensch.-prakt. Untersuchungen etc., herausg. von F. Haberlandt, I. Bd. p. 122 ff.

<sup>3)</sup> Der einzige Vorwurf, welcher den Versuchen Nowoczek's zu machen



Weizen, Gerste und Hafer überstanden in einzelnen Individuen ein 7maliges, Mais und Raps ein 5maliges, Lein und Rothklee ein 4maliges und die Erbse endlich ein 3maliges Austrocknen. Die Resistenz der Keimlinge ist daher, namentlich bei den Getreidearten, sehr gross. Sie leistet als indirecte Schutzeinrichtung gegenüber den Folgen anhaltender Trockenheit mehr, als dies die auffälligsten morphologischen Schutzmittel im Stande wären.

Auch in diesem Falle wird es ganz von der mehr oder weniger exponirten Lage der Keimpflanzen und ihren sonstigen biologischen Verhältnissen abhängen, ob sich die besprochene Eigenthümlichkeit überhaupt als nothwendig herausstellt oder nicht. Es ist einleuchtend, dass die Keimlinge der Sumpf- wie Wasserpflanzen und der im Schatten dichter Laubkronen vegetirenden Gewächse nur in den seltensten Fällen hinsichtlich ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber den Folgen der Austrocknung in Anspruch genommen werden. So kommt es z. B. dass die Samen mancher unserer Waldbäume, namentlich der Cupuliferen und der in den feuchten Auen unserer Flüsse und Ströme grünenden Weidenarten und Pappeln, nicht nur im Zustande der Keimung das Austrocknen nicht vertragen, sondern selbst vor demselben schon sehr empfindlich sind. Am bekanntesten ist in dieser Hinsicht der Weidensame, welcher seine Keimfähigkeit nach 10 — 12tägigem Verweilen an einem trockenen Orte vollständig verliert<sup>1)</sup>. Auch die Früchte der Cupuliferen lassen sich nur wenige Monate hindurch keimfähig aufbewahren. — Die Schutzeinrichtung fehlt eben, wo sie überflüssig wäre.

Das zweite Extrem, ein zu grosser Ueberfluss oder ein gänzliches Ueberschwemmtwerden des keimenden Samens und der Keimpflanzen vom Wasser, begegnet nur in ganz vereinzelten Fällen einer directen Abwehr. Das merkwürdigste, allerdings nicht sicher beglaubigte Beispiel liefern die bekannten Rhizophoren oder

---

ist, besteht darin, dass das Eintreten der Lufttrockenheit nicht durch die Wage constatirt wurde. Für seine und unsere Zwecke genügt übrigens jenes Trockenheitsmass, welches sich durch Gefühl und Auge bestimmen lässt.

<sup>1)</sup> Vgl. Wichura, Bemerkungen über das Blühen, Keimen und Fruchttragen der einheimischen Bäume und Sträucher; in dem XXXIV. Jahresberichte der schlesischen Gesellsch. für vaterländische Cultur, 1856, p. 56 ff.



Mangrovebäume. Alle tropischen Küsten umsäumend, deren ebener Boden aus thonreichem Schlamm besteht und vor übermässiger Brandung geschützt ist, erheben sie ihre kurzen Stämme 10-25 Fuss hoch über den Spiegel der Fluth. Die Mutterpflanze wird hier zum Träger des Keimlings. Seine Wurzeln entspringen aus den noch am Baume hangenden Früchten und wachsen dann abwärts dem Wasserspiegel zu. „In einem weichen Boden, der täglich zweimal vom Meere hoch überfluthet wird, würde eine Keimung des Samens und Befestigung der Keimpflanze unmöglich sein; deshalb trennen sich die schotenförmig ausgestreckten und abwärts hängenden Früchte erst dann von ihrem Mutterstamm, wenn ein neuer Baum aus ihnen entstanden ist.“<sup>1)</sup> — Bei allen Sumpf- und Wasserpflanzen ist überhaupt die Gefahr der Lostrennung des Keimlings von seiner Unterlage viel grösser als bei den Landpflanzen. Wenn nun schon bei diesen letzteren durch das anfänglich so überwiegende Wachsthum der Wurzeln und durch den positiven Geotropismus des hypokotylen Stengelgliedes<sup>2)</sup> für die möglichst rasche Befestigung der Keimpflanzen im Boden unverkennbar gesorgt wird, so dürften sich umsomehr bei den Sumpf- und Wassergewächsen derlei das Festhaften der Keimlinge fördernde Einrichtungen auffinden lassen. Ein genaues Studium der Keimungsgeschichte solcher Pflanzen würde in dieser Hinsicht gewiss sehr lohnend sein.

Die Keimlinge der Landpflanzen kommen hauptsächlich bei lang andauernden Ueberschwemmungen und wohl auch gelegentlich der Samenverbreitung durch strömendes Wasser in die Lage, ihre Widerstandsfähigkeit an den Tag zu legen. Dass dieselbe keine geringe ist, kann man schon aus den Erfahrungen der Landwirthe entnehmen: Weizensaat, welche durch 6 Wochen unter 5° C. kaltem Wasser gestanden war, ging nicht zu Grunde. Roggen vertrug 4—5 Wochen lang Wasser von 3° C., zeigte sich aber schon etwas mehr angegriffen, als Weizen. Luzerne und Klee hielten in Wasser gleichfalls besser aus, als Roggensaat.<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Grisebach, l. c. II. Bd., p. 21, 22. Nach anderen Autoren hat man es hier mit blossen Luftwurzeln der Mutterpflanze zu thun.

<sup>2)</sup> Vgl. die Anmerkung auf p. 23 dieser Schrift.

<sup>3)</sup> Ueber die Ausdauer überschwemmter Saaten von Th. Feige, im



Bei der Feststellung der klimatologischen Ursachen, welche die Grenzen des Verbreitungsbezirkes einer bestimmten Pflanzenspecies mitbeeinflussen, hat man bisher fast ausschliesslich nur auf die klimatischen Ansprüche der erwachsenen, vollkommen ausgebildeten Pflanze Rücksicht genommen; man beschränkte sich zum mindesten auf Entwicklungszustände, welche mit dem Keimlingsstadium nichts mehr zu thun haben. Wenn man von den Hindernissen des Keimens der Samen sprach, so meinte man damit stets solche von mehr zufälliger Natur, ungünstige Aussaatverhältnisse.<sup>1)</sup> Man war und ist der Ansicht, dass rücksichtlich der klimatischen Existenzbedingungen des jungen Pflänzchens Alles gewonnen sei, wenn nur einmal der Same zu keimen begonnen habe und geht so von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass jenes Klima, welches der erwachsenen Pflanze zusage, unter allen Umständen auch der Keimpflanze zuträglich sein müsse.

Nun kann aber der allmälige Uebergang, welcher in der Gesamtentwicklung des einzelnen Individuums vom Keimling bis zur vollständig ausgebildeten Pflanze statt hat, nicht hindern, dass die biologischen Eigenthümlichkeiten beider Stadien von einander sehr abweichend sind. Ich halte es für überflüssig, auf diese tief eingreifenden Unterschiede erst näher aufmerksam zu machen. — Wenn wir demnach bedenken, dass die Extreme der Boden- und Lufttemperaturen, der Feuchtigkeits- und Trockenheitsverhältnisse, Licht und Schatten und überhaupt alle vom Klima abhängigen Einflüsse die Keimpflanze wenigstens theilweise anders influiren, als diejenige Pflanze, welche ihre vegetativen Organe schon nahezu oder bereits vollständig entwickelt hat, so muss die früher erwähnte Voraussetzung einstweilen noch als unerwiesen betrachtet werden. Der Schluss ist allerdings zwingend, dass wo die ausgebildete, blühende und Samen reifende Pflanze gedeiht, auch der betreffende Keimling die Bedingungen seines Fortkommens finden

---

Oesterr landw. Wochenblatt, 1876, Nr. 22, p. 257. Ber. hierüber in Biedermann's Wissenschaftlich-prakt. Forschungen auf dem Gebiete der Landwirthschaft, XI. Bd., p. 76.

<sup>1)</sup> Vgl. A. de Candolle, Géographie botanique raisonnée, 1855, II. B., p. 633.



müsse. Vorausgesetzt, dass wir es mit einer wildwachsenden Pflanze zu thun haben. Biologisch und überhaupt logisch unerlaubt wäre es aber, wenn man hieran den weiteren Schluss knüpfen wollte, dass wo die Keimpflanze nicht gedeiht, auch die entwickelte Pflanze nicht fortkommen könne.

Es ist also — und ich glaube, dass die pflanzengeographische Forschung dies ohneweiters zugeben darf — von vorneherein nicht unmöglich, dass es in gewissen, vielleicht in gar nicht wenigen Fällen die in mancher Beziehung empfindlicheren Keimpflanzen sind, welche die Verbreitungsgrenzen der betreffenden Pflanzenspecies bestimmen. Wenn nun aber gezeigt wird, dass den Keimpflanzen ein ganz ausserordentliches Accomodationsvermögen an die äusseren klimatischen Bedingungen des Wachstums eigen ist, und dass man in demselben mit Recht eine Reihe indirecter Schutzeinrichtungen gegen die Ungunst des Klimas erblicken darf, so ist damit zwar die Zulässigkeit jener Voraussetzung noch nicht bewiesen, allein dieselbe hat doch jedenfalls mehr Berechtigung, als vordem. In diesem Sinne, und weil die Untersuchung der Beziehungen, in welchen die Keimpflanzen zum Klima stehen, eigentlich mit zu den Vorarbeiten der Pflanzengeographie gehören sollte, glaube ich für das vorstehende Capitel auch die Aufmerksamkeit der Vertreter dieses Zweiges der Botanik in Anspruch nehmen zu dürfen.

Hiermit schliesse ich. Denn schon der letzte, freilich nur kurz skizzierte Abschnitt dieses Capitels würde sich wohl besser in eine andere Abhandlung einfügen, deren Titel zu lauten hätte: „Die Biologie der Keimlinge in ihren Beziehungen zur Wanderung und Verbreitung der Pflanzen“.



## Viertes Capitel.

Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanzen beim Durchbrechen des Bodens. — Die Kotyledonarscheide der Gräser. — Aufgabe der Nebenblätter. — Biologische Bedeutung der Nutationserscheinungen an Keimpflanzen; sonstige Ursachen derselben. — Physiologisches über die spontanen Nutationen. — Ursache der Nutation bei Helianthuskeimlingen; Versuche. — Die Widerstandsfähigkeit der Keimpflanzen gegenüber den Folgen zufälliger Verletzungen; Beispiele und Versuche.

Die junge Keimpflanze hat kaum die Samenhülle gesprengt und sich im Boden festgewurzelt, so stösst ihr Wachsthum auch schon auf mechanische Hindernisse. Es muss die sie bedeckende Bodenschichte durchbrochen, dürres Laubwerk emporgehoben, oder doch wenigstens der Weg gesucht werden, welcher aus den bergenden Ritzen und Spalten des Erdreichs an das Licht des Tages führt: Die ersten Wachsthumsvorgänge der „Plumula“ vollziehen sich in einem der Natur und den späteren Aufgaben des jungen Sprosses durchaus fremden Medium. Es fragt sich nun, inwieweit sich die Keimpflanze demselben dennoch angepasst habe und anpassen musste.

Unter den verschiedenen Factoren, welche die Art und Weise, wie der Keimspross aus dem Boden tritt, beeinflussen, ist u. A. auch der Schutz der Knospe massgebend. So wie die zarte und leicht verletzbare Vegetationsspitze der Wurzel durch ein älteres und resistenteres Gewebe wohl verwahrt wird erfolgt auch der Schutz der jugendlichen Knospentheile durch die kräftigeren Partien des Stengels oder durch ältere Blattgebilde. Indem dieselben vorgeschoben werden, entfällt für erstere die Gefahr einer Beschädigung.

Bei den Gramineen und anderen Monokotylen ist es die sogenannte Keimblattscheide, welche das Schutzorgan der



ersten Laubblätter vorstellt. Die einen engen Spalt bildende Scheidenmündung ist bei den Gräsern, auf welche ich mich hier ausschliesslich beziehe, vorn unter der Spitze des Organes gelegen. Durch diese Oeffnung tritt dann später das erste Blatt hervor, wobei die Scheide in der Verlängerung jenes vorgebildeten Spaltes zerschlitzt wird. — Der anatomische Bau der vollständig entwickelten Keimblattscheide ist — wenigstens bei den Getreidearten — ein sehr einfacher. Ihr Querschnitt, welcher mehr oder weniger elliptisch ist, zeigt rechts und links von der Medianebene des Keimlings zwei stärker ausgebildete Gewebsmassen, welche in ihrer Mitte je ein Gefässbündel führen. Vorne und hinten besteht das Scheidengewebe, einschliesslich der beiderseitigen Epidermis, blos aus 3—4 Zellagen. Die Spaltöffnungen treten seitlich in zwei von der Spitze abwärts verlaufenden Streifen auf, die aber nicht weit bis unter die Mitte reichen. An schiefen Schnitten tritt eine sehr deutliche Wellung der Parenchymzellwandungen hervor. Weder in den Gefässbündeln noch unterhalb der Epidermis können Bast- oder Collenchymzellen beobachtet werden. Wenn nun gleich die Aufgabe der Keimblattscheide hauptsächlich in ihren mechanischen Leistungen zu suchen ist und man desshalb gerade im vorliegenden Falle das Vorhandensein von Einrichtungen erwarten möchte, welche die Festigkeit des Organs erhöhen, so wird uns doch, bei Berücksichtigung der sonstigen biologischen Eigenthümlichkeiten der Keimpflanzen, dieser gänzliche Mangel mechanisch wirksamer Zellen nicht Wunder nehmen. Eine die Festigkeit der Keimblattscheide erhöhende Einrichtung macht sich übrigens thatsächlich geltend, wenn dieselbe auch nicht anatomischer Natur ist. Sie besteht nämlich in der ausserordentlichen Turgescenz der Keimblattscheide und der hiervon abhängigen Gewebespannung.<sup>1)</sup> Dank dieser Einrichtung erspart die Keimpflanze an Baustoffen, welche sie zur Ausbildung ihrer eigentlichen Assimilationsorgane weit vortheilhafter verwerthen kann.

<sup>1)</sup> Vgl. Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen, woselbst dem Einflusse der Gewebespannung auf die Festigkeit der Pflanzentheile ein eigener Absatz, pag. 101 ff., gewidmet ist.



Die erste Aufgabe der Keimblattscheide besteht also im Durchbrechen des Bodens; nicht wenig kommt ihr dabei ihre keil- oder spatelförmige Gestalt zu Gute. — Hat sie dann diese Aufgabe erfüllt, so übernimmt sie die Herstellung der Biegungsfestigkeit der jungen Pflanze. Ein einfacher Versuch beweist die Wichtigkeit auch dieser zweiten Leistung. Entfernt man nämlich an im Freien wachsenden Getreidekeimlingen die Scheide, so werden sie von jedem stärkeren Winde umgeknickt. Hiermit ist aber ihre biologische Bedeutung noch nicht endgiltig erledigt. Sie ist zugleich das richtung-gebende Organ des aufwärts wachsenden Keimsprosses. Lässt man Roggen- oder Weizenkörner zwischen feuchten Tuchfleckchen keimen, und schneidet man die Knospentheile bei einer Länge von 1—1.5 Cm. knapp über ihrer Austrittsstelle ab, um die auf diese Weise verstümmelten Keimlinge in feuchte Erde zu verpflanzen, so treten die nachwachsenden, einer Scheide entbehrenden Knospentheile sehr häufig in schiefer Richtung aus dem Boden. Die Grösse dieses spitzen Winkels hängt natürlich von der Lage des Samens ab, und kann dieselbe unter Umständen selbst weniger betragen als 30 Bogengrade. Die Energie der geotropischen Aufwärtskrümmung, welcher der junge Stengel fähig ist, reicht eben zur Ueberwindung der mechanischen Hindernisse, welche einem verticalen Hervorwachsen entgegenstehen, lang nicht aus, und bleibt dasselbe ganz und gar der Keimblattscheide überlassen.

Gehen wir nun zu anderen Einrichtungen über.

Bei einzelnen dikotylen Keimpflanzen wachsen die Kotyledonarstiele zu einer im Boden verbleibenden Scheide zusammen<sup>1)</sup>, durch welche die Plumula emporwächst. Bernhardt<sup>2)</sup> führt die Gattungen *Ferulago* und *Prangos* als diesbezügliche Beispiele an. Viel häufiger aber sind die Nebenblätter, welche ja auch an oberirdischen Organen so oftmals als schützende Knospenhüllen dienen, die Schutzmittel des noch im Boden verweilenden Keimlings.

<sup>1)</sup> Das „Zusammenwachsen“ ist hier natürlich ebenso wenig wie bei den „zusammengewachsenen Blumenblättern“ buchstäblich zu nehmen.

<sup>2)</sup> Ueber die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryos und ihren Werth für die Systematik, Linnaea, 1832, p. 561 ff.



Eine sehr einfache und doch wirksame Schutzeinrichtung gibt sich beim Durchbrechen des Bodens in den so ausserordentlich häufigen Nutationserscheinungen der Keimpflanzen zu erkennen <sup>1)</sup>. Ihre biologische Bedeutung ist gleichfalls darin zu suchen, dass in Folge der durch Nutation hervorgerufenen Krümmung des Stengels ein mehr nach rückwärts gelegener, älterer Theil desselben vorgeschoben wird, die leicht verletzbare Knospe aber in geschützter Lage nachfolgt. Besonders deutlich, weil nicht durch andere Einflüsse mit verursacht, spricht sich diese Aufgabe der Nutation an jenen Keimpflanzen aus, welche ihre Kotyledonen im Boden lassen.

Das Zustandekommen einer Krümmung des hypokotylen Stengelgliedes ist aber in dem Falle, als die Keimblätter an's Licht treten, auch eine unmittelbar mechanische Nothwendigkeit. Das Samenkorn nimmt im Boden eine nicht leicht verrückbare Lage ein; doch auch die Wurzel des Keimlings befestigt sich rasch in demselben und das fortwachsende hypokotyle Stengelglied muss deshalb nothwendigerweise eine Krümmung annehmen. Dass sich ihre convexe Seite nach oben kehrt, ist eine Folge des nunmehr zur Geltung gelangenden negativen Geotropismus des Stengels. Der untere, an die Wurzel angrenzende Theil desselben zeigt eben das grösste Wachsthum, er sucht sich aufzurichten und gibt dadurch der Nutationsebene die verticale Lage. — So werden dann auch die Keimblätter in hängender und deshalb geschützter Stellung emporgehoben.

Neben diesen in äusseren Einflüssen gelegenen Ursachen der Nutation gibt es noch eine dritte, welche durch die beschränkten Raumverhältnisse des Samens erklärt wird. Der Embryo, dessen einzelne Theile sich möglichst enge aneinander schmiegen müssen, ist bekanntlich sehr häufig „gekrümmt oder gebogen“, er nutirt — um einen anderen Ausdruck zu gebrauchen — bereits im Samenkorne. Fast immer ist dann die eigentliche Nutationskrümmung des keimenden Pflänzchens nur die Fortsetzung der schon im Samen vorhanden gewesenen Krümmung. Jede keimende Bohne ist uns ein Beispiel hiefür.

<sup>1)</sup> Da unsere Kenntnisse über dieselben noch sehr lückenhaft sind, so sollen sie hier, auf die Gefahr hin, dass dadurch die Grenzen unseres Themas überschritten werden, eine etwas ausführlichere Besprechung erfahren.



Bei den meisten Pflanzen haben sich nun die vorhin geschilderten, durch die Natur des Mediums verursachten Krümmungserscheinungen erblich festgesetzt; sie sind mit den inneren Organisationsverhältnissen der Keimaxe in Correlation getreten — ein Ausdruck dafür ist die geänderte Querschnittsform der Axe — und stellen sich nun von selbst auch dann ein, wenn die Keimpflanzen ausnahmsweise nicht in Erde wachsen, sondern in feuchter Luft oder in Wasser. Sie sind an und für sich ganz unabhängig vom Einflusse des Lichts und der Schwerkraft, combiniren sich aber unter den in der Natur auftretenden Verhältnissen mit heliotropischen und geotropischen Bewegungserscheinungen. Wir bezeichnen solche erblich gewordene Krümmungsvorgänge mit Sachs als spontane Nutationen <sup>1)</sup>.

Ich will nun einige die Physiologie dieser Nutationserscheinungen betreffenden Thatsachen mittheilen. Die Beobachtungen, auf welche ich mich hierbei stütze, wurden grösstentheils an Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* angestellt.

Fast immer findet die Nutation genau in der Medianebene des Keimlings statt. Wenn die Nutationsebene während des Verlaufes der Krümmung ihre Richtung ändert, so ist dies dem Einflusse des Lichts und der Schwerkraft zuzuschreiben. Lassen wir beispielshalber vollkommen verticalstehende Keimpflanzen von *Ph. vulgaris* im Dunkeln nutiren <sup>2)</sup>, so ändert die Nutationsebene ihre anfängliche Richtung fast gar nicht, und da sie, wie schon erwähnt wurde, mit der Medianebene des Keimlings zusammenfällt, so wird sehr bald der unterhalb der Krümmung gelegene Stengeltheil zwischen die klaffenden Keimblätter eingezwängt. Weil aber an der convexen Seite der sich krümmenden Region das die Nutation hervorrufoende raschere Wachsthum noch fort-dauert, so wird auf die eingeklemmte Stengelpartie ein sich stets verstärkender Druck ausgeübt, der häufig so gross ist, dass erst ein Querriss erfolgt, worauf dann eine ziemlich weit nach abwärts weichende Längsspaltung des hypokotylen Gliedes eintritt.

<sup>1)</sup> Vgl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. p. 827.

<sup>2)</sup> Ein um eine horizontale Axe langsam rotirender Cylinder zur Aufnahme der Keimpflanzen stand mir bei meinen Versuchen leider nicht zu Gebote. Uebrigens ist ein solcher, wenn es sich bei Untersuchung der Nutationsvorgänge blos um die Hauptfragen handelt, nicht unumgänglich nothwendig.



Die Spaltungsebene steht senkrecht auf der Nutationsebene. — Wenn aber die Keimpflanzen an's Licht gestellt werden, und zwar so, dass die einfallenden Strahlen nur eine Seite der sich krümmenden Stelle treffen, die andere Seite aber beschattet bleibt, so verursacht der positive Heliotropismus des betreffenden Stengeltheiles eine Richtungsänderung der Nutationsebene. Die Axe des sich krümmenden Stengeltheiles bewegt sich nunmehr im Sinne einer Schraubenlinie, welche der Lichtquelle zustrebt, und nun können auch die Kotylen bei fortdauernder Krümmung bequem seitlich vorbeipassiren. — Derselbe Effect wird erzielt, wenn man die ursprüngliche Nutationsebene mit der Lothrechten einen nicht zu kleinen Winkel einschliessen lässt. Der negative Geotropismus ermöglicht hier gleichfalls ein seitliches Ausweichen der Keimblätter <sup>1)</sup>).

Bei vollkommen nickender oder hängender Stellung der Knospe beträgt die Ablenkung von der Verticalen annähernd 180 Bogengrade. Doch kann dieser Ablenkungswinkel unter Umständen auch 360° erreichen, d. h. es wird durch den nutirenden Stengeltheil eine vollkommene Schlinge gebildet. Im Dunkeln, wo das Wachsthum des Keimstengels keine durch den Einfluss des Lichtes bewirkte Verlangsamung erfährt, ist dies, wenn nicht die vorhin erwähnte Spreizung eintritt, sehr häufig zu beobachten. Man könnte nun meinen, dass diese Schlinge, welche die Endknospe wieder in die vertical aufrechte Stellung bringt, keinen anderen Zweck habe, als eben dadurch die Nutationskrümmung auszugleichen.

<sup>1)</sup> Unter den in der Natur auftretenden Verhältnissen kann selbstverständlich von der oben geschilderten Selbstverletzung der nutirenden Keimpflanzen nicht die Rede sein. Es müsste nur der höchst unwahrscheinliche Fall eintreten, dass einseitige Beleuchtung die Keimblätter sagen wir rechts vom Stengel vorbeiführen würde, während eine Neigung der ursprünglichen Nutations- also der Medianebene gegen die Richtung des einfallenden Lichtes die Keimblätter an der der Neigungsrichtung entgegengesetzten, also linken Seite des Stengels vorübergleiten liesse. In diesem allerdings denkbaren Falle würden sich Helio- und Geotropismus in ihren Wirkungen aufheben und die Spreizung könnte leicht eintreten.

Es sei mir hier übrigens die Bemerkung gestattet, dass die bei *Phaseolus* unter dem Einfluss des Lichtes oder der Schwerkraft zu Stande gekommene Schraubenlinie an anderen Keimpflanzen möglicherweise durch eine ganz spontane Drehung der Nutationsebene bedingt wird. Man hätte es in diesem Falle mit einer Art „revolutiver Nutation“ zu thun. Vgl. Sachs, l. c. p. 827.

10 ke ... Nutation



In der That spricht Nobbé<sup>1)</sup> ihr diese Bedeutung zu. Allein eine solche Ansicht hat nicht nur von vorneherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich, sie kann auch durch die directe Beobachtung leicht widerlegt werden. Niemals gestaltet sich die Schlinge zu einer dauernden Eigenthümlichkeit der Keimpflanze; sie wird im Gegentheile immer wieder aufgerollt und der betreffende Stengel streckt sich schliesslich ganz gerade. Die Aufrollung geht im Lichte gewöhnlich rasch von statten; im Dunkeln erfolgt sie erst sehr spät und langsam. Unzweifelhaft trägt im ersteren Falle der positive Heliotropismus des nutirenden Stengeltheiles sehr viel zum raschen Aufrollen der Schlinge bei. Die convexe Seite der Krümmung, durch deren schnelleres Wachsthum die Nutation zu Stande kam, ist unter gewöhnlichen Verhältnissen auch die beleuchtete Seite. Das Licht wirkt auf ihr Wachsthum retardirend ein, und verringerte also während der vorhergängigen, eigentlichen Nutationsbewegung die Differenz in der Wachsthumsgeschwindigkeit beider Seiten. Die Folge davon war eine Verzögerung der Nutationsbewegung. Jetzt, wo durch das raschere Wachsthum der concaven und beschatteten Seite eine der vorigen entgegengesetzte Bewegung eingeleitet wird, muss der Einfluss des Lichtes durch die Erhöhung jener Differenz selbstverständlich eine Beschleunigung hervorrufen.

Nicht alle an Keimpflanzen zu beobachtenden Nutationserscheinungen gehören in die besprochene Kategorie der spontanen Nutationen. Bei *Helianthus annuus* ist es, wie ich mich durch zahlreiche Versuche überzeugt habe, die Last der Kotylen und des Pericarps, welche an vertical aus der Erde hervortretenden Keimpflänzchen eine Abwärtskrümmung des Stengels herbeiführt. Es ist das, in ihren Anfangsstadien wenigstens, dieselbe Erscheinung, wie sie bei den nickenden Stielen vieler Blüthenknospen und Blüthen (*Clematis integrifolia*, *Papaver pilosum* und *dubium*, *Geum rivale*, *Anemone pratensis* etc.) auftritt und in der unzureichenden Gewebespannung der Stiele ihre Erklärung findet.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Handbuch der Samenkunde, p. 220.

<sup>2)</sup> Vgl. Sachs, Experimentalphysiologie, p. 93; Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868, p. 53 und de Vries, Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile, 1871, in den Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I. B., p. 228 ff.



Steckt man die Früchte von *Helianthus annuus* derart in feuchte lockere Erde oder in Sägespäne, dass die Keimaxe vertical steht, so werden, falls die Belastung von oben nur eine geringe ist, die von der Fruchtschale bedeckten Keimblätter gerade emporgehoben, und auch das sich streckende hypokotyle Stengelglied bleibt vorläufig gerade. Die Kotyledonen haben aber das Erdreich kaum verlassen, so neigen sie sich auch schon nach dieser oder jener Richtung und in kürzester Zeit beträgt die Ablenkung von der Verticalen  $90^{\circ}$  und darüber. Man findet dabei, dass die Nutationsebene von der Mediane des Keimlings ganz unabhängig ist, und mit ihr alle möglichen Winkel einschliessen kann. Zuweilen will es der Zufall, dass die beiden Ebenen, wie bei der spontanen Nutation wirklich zusammenfallen, in einem anderen Falle stehen sie senkrecht aufeinander. Schon dieser Umstand macht es im hohen Grade wahrscheinlich, dass hier beim Zustandekommen der Nutation bloß äussere Ursachen massgebend sind. Die weiteren Versuche, welche ich mit in feuchten Sägespänen bei  $23-26^{\circ}$  C. gezogenen Keimpflänzchen durchführte, liessen mich auch über die Natur jener äusseren Ursache nicht im Zweifel. Sie wurden grösstentheils in feuchter Luft angestellt und gelangte dabei der schon im ersten Capitel beschriebene Apparat zur Verwendung. Auch die Messungen wurden in derselben Weise vorgenommen, wie ich es dort angab.

1. Versuch. Zwei vollkommen gerade Keimlinge — ihr Alter betrug 3 Tage — wurden in horizontaler Stellung derart befestigt, dass man mit einer dünnen Messingnadel die Grenze zwischen hypokotylen Stengelgliede und Wurzel durchstach, und dann die Nadel in eines der an der Seitenwandung des Apparates befindlichen Korkstückchen steckte. Mittels einer zweiten Nadel konnte die Wurzel leicht in fixer Lage erhalten werden, wogegen das hypokotyle Stengelglied sammt den Keimblättern nach allen Seiten freien Spielraum hatte. Um die Wurzel war vorerst feuchtes Filterpapier gewickelt worden. An die hypokotylen Axen der Keimlinge brachte ich ober- und unterseits in Abständen von je 2 Mill. feine Tuschmarken an, so dass die horizontal liegenden Stengel, von welchen der eine (A) 12, der andere (B) 10 Mill. lang war, in 6 resp. 5 Zonen getheilt wurden. Die Medianebene



des Keimlings *A* hatte eine verticale, die von *B* eine horizontale Lage. Nach 24stündigem Wachsthum im Dunkeln und bei 25° C. ergab die Messung folgende Partialzuwächse:

	<i>A</i>		<i>B</i>	
	Obers.	Unters.	Obers.	Unters.
I. Zone (hinter den Keimblättern)	0·6 Mm.	0·1 Mm.	0·4 Mm.	0·1 Mm.
II. „ .....	0·7 „	0·0 „	1·0 „	0·0 „
III. „ .....	0·8 „	0·0 „	0·8 „	0·6 „
IV. „ .....	0·5 „	1·5 „	0·2 „	2·2 „
V. „ .....	0·3 „	2·0 „	0·0 „	0·5 „
IV. „ .....	0·1 „	0·8 „	— „	— „
Gesamttzuwachs	3·0 Mm.	4·4 Mm.	2·4 Mm.	3·4 Mm.

Man sieht hieraus, dass die Maxima der Partialzuwächse auf Ober- und Unterseite des horizontal gelegten Stengels in verschiedene Zonen fallen. Dem entsprechend zeigen sich natürlich auch zwei Krümmungen, von welchen die eine ( $K_1$ ) oberseits

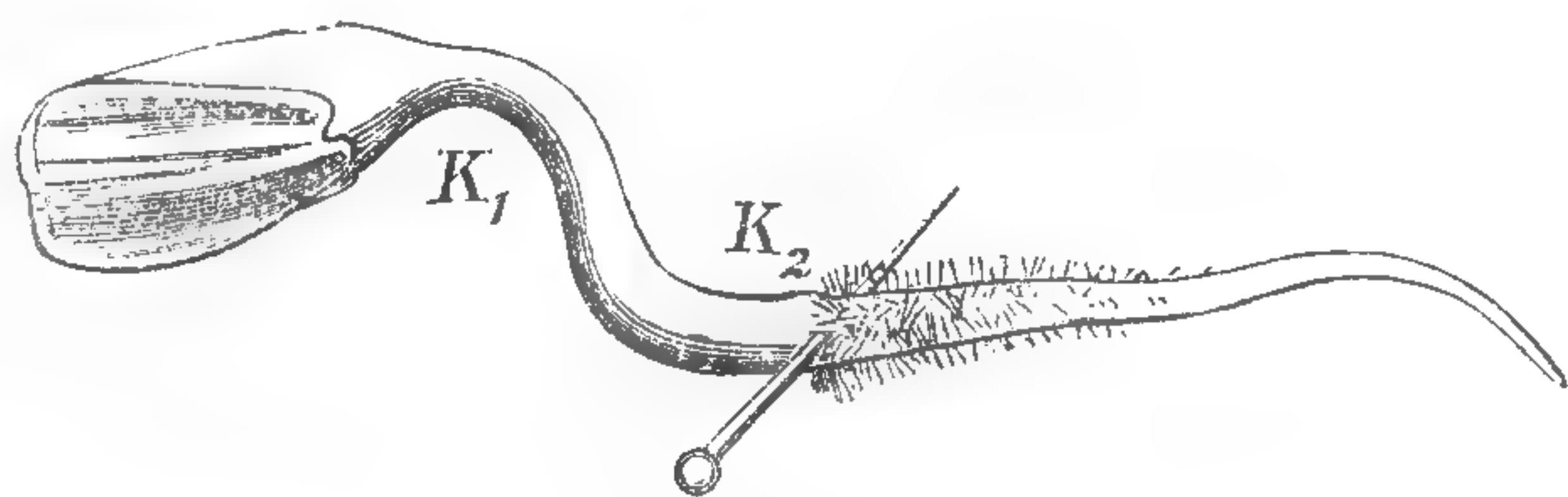


Fig. 2.

Keimling von *Helianthus annuus*. Die Krümmung bei  $K_1$  wurde hervorgerufen durch die Last der Kotylen u. der Fruchtschale; bei  $K_2$  durch den negativen Geotropismus des hypokotylen Stengelgliedes.

convex ist und hinter den Keimblättern auftritt, die andere ( $K_2$ ) dagegen nach oben concav erscheint und vor der Wurzel sich einstellt (Fig. 2). Beide Krümmungen, welche zusammen ein liegendes  $\sim$  bilden, erfolgen in ein- und derselben Vertical-ebene; die beiden Keimlinge verhielten sich in dieser Beziehung durchaus gleich. Nachstehend führe ich die betreffenden Krümmungsradien ( $R$ ) und Bogengrade ( $B$ ) an:

<i>A</i>		<i>B</i>	
$K_1$	$K_2$	$K_1$	$K_2$
$R_1 = 6$ Mm.	$R_2 = 5$ Mm.	$R_1 = 7$ Mm.	$R_2 = 5$ Mm.
$B_1 = 60^\circ$	$B_2 = 70^\circ$	$B_1 = 50^\circ$	$B_2 = 70^\circ$

Dem grösseren Maximalzuwachs auf der Unterseite entspricht, wie vorauszusehen, auch eine stärkere Krümmung. Auf diesen Unterschied beider Krümmungen ist auch die Verschiedenheit in der Grösse des Gesamttzuwachses auf der Ober- und Unterseite des horizontalen Stengels zurückzuführen. Jene Seite, durch deren



Wachsthum die Convexität der stärkeren Krümmung verursacht wird, muss nothwendigerweise auch einen grösseren Gesamtzuwachs zeigen.

Die vor der Wurzel auftretende Krümmung  $K_2$  kommt unmittelbar durch den negativen Geotropismus des hypokotylen Stengelgliedes zu Stande. Die andere Krümmung ( $K_1$ ) dagegen, welche eine mehr oder weniger nickende Stellung der Keimblätter zur Folge hat, lässt sich nicht anders erklären, als durch den nach abwärts gerichteten Zug der Keimblätter und der Fruchtschale. Beide Krümmungen, obwohl sie in entgegengesetztem Sinne erfolgen, werden demnach durch die Schwerkraft hervorgerufen.

2. Versuch. Ein drei Tage alter, vollkommen gerader Keimling wurde wie oben derart befestigt, dass die Keimaxe vertical nach abwärts gerichtet war. Die Länge des hypokotylen Stengelgliedes betrug 12 Mm. und war in 6 Zonen zu je 2 Mm. eingetheilt. Nach 24 Stunden (Temp.  $25^{\circ}\text{C.}$ ) zeigte sich noch keinerlei Krümmung, woraus auf das deutlichste hervorgeht, dass die Nutationen der Helianthuskeimlinge nicht spontan sein können. Der Zuwachs war auf allen Seiten des Stengels ein ganz gleichmässiger und setzte sich aus folgenden Partialzuwachsen zusammen.

I. Zone	.....	0.1 Mm.
II. "	.....	0.3 "
III. "	.....	0.6 "
IV. "	.....	1.0 "
V. "	.....	0.7 "
VI. "	.....	0.2 "
Gesamtzuwachs		2.9 Mm.

3. Versuch. Wenn es richtig ist, dass die Last der Kotylen und der Pericarpes zur Nutation der Keimaxe führt, so muss, wenn diese natürliche Last künstlich erhöht wird, auch die Intensität der Nutationskrümmung zunehmen. Das Experiment bestätigte diese Folgerung und somit auch die Voraussetzung. Unter einer grösseren Anzahl gleich alter, in kleinen mit Sägespänen erfüllten Glaszylindern gezogenen Keimlingen wählte ich mir zwei aus, die einander am ähnlichsten waren. Beide erhoben sich gleich hoch über das Keimbett, aus dem sie in vollkommen



verticaler Richtung hervorwachsen; jeder zeigte bereits eine Nutationskrümmung von 90 Graden, so dass die Keimblätter sich in vollkommen horizontaler Stellung befanden. — Die Stellung der Keimlinge wurde in nichts verändert. Die Last des einen jedoch (A) erleichterte man durch Entfernung des Pericarps, die des andern aber (B) erhöhte ich in der Weise, dass ich eine kurze, mit einem Siegellackköpfchen versehene Messingnadel horizontal in die Fruchtschale steckte, so dass sie in die Verlängerung der Keimblattrichtung zu liegen kam. Die Länge der Nadel betrug 23 Millim., ihr Gewicht 0.052 Gr. und das des Siegellackköpfchens 0.248 Gr. Alter der Keimlinge 5 Tage. — Das Wachsthum ging im Dunkeln bei 23° C. vor sich. Schon nach 3 Stunden zeigte sich ein sehr merkbarer Unterschied. Der Nutationswinkel — womit ich die Ablenkung von der Verticalen kurz bezeichne — hatte beim Keimling A noch keine messbare Vergrößerung erfahren, bei dem mit vermehrter Belastung versehenen dagegen war er um 30° gewachsen, betrug also nunmehr 120°.

H. de Vries hat in seiner oben citirten Abhandlung <sup>1)</sup> gezeigt, dass wenn man an nutirenden Blütenstielen von *Clematis integrifolia*, *Papaver pilosum* und *dubium* die Blütenknospen entfernt, die Krümmungen der senkrecht gestellten Stiele sich ausgleichen; letztere sind eben negativ geotropisch. An Helianthuskeimlingen gelingt aber dieses Experiment nicht. Die Nutationskrümmung wird an keimblattlosen Axen nicht nur nicht ausgeglichen, sondern im Gegentheile verstärkt, so dass der Nutationswinkel selbst grösser wird, als 180°. Auch an unverletzten Keimlingen ist im Dunkeln eine derartige Zunahme des Nutationswinkels, d. h. ein Gehobenwerden der Keimblätter zu beobachten. Doch geht hier dieser Vorgang langsamer vor sich, weil eben das Gewicht der Kotyledonen den Nutationswinkel auf 180° zu erhalten bestrebt ist.

Ich kann mir die soeben geschilderte Thatsache nicht anders erklären, als indem ich sie auf die Nachwirkung des Krümmungsreizes zurückführe. Wir haben hier den Uebergang zu

<sup>1)</sup> p. 229.



einer eigenthümlichen spontanen Nutation vor uns. Das Zustandekommen und die ersten Stadien der Nutationserscheinung sind unmittelbar von einem äusseren Einflusse, der Schwerkraft, abhängig; das letzte Stadium dagegen bloss mittelbar durch die eben erwähnte Nachwirkung. Je früher sich diese letztere geltend macht, desto mehr wird die Nutation einer spontanen ähnlich werden. Durch Vererbung könnte es dann schliesslich zu einer vollkommen spontanen Nutation kommen. Charakteristisch wäre für dieselbe im Gegensatze zu den oben beschriebenen spontanen Nutationen die vollständige Unabhängigkeit der Nutations- von der Medianebene. Weitere Untersuchungen müssen lehren, ob an Keimpflanzen wirklich derartige Nutationserscheinungen auftreten.

Es wurde schon früher angedeutet, dass die erblich gewordenen, auf Bilateralität im Wachstume beruhenden Nutationen der Keimpflanzen den anatomischen Bau des nutirenden Gliedes hauptsächlich durch Aenderung der Querschnittsform beeinflussen. Ein interessantes Beispiel liefert uns in dieser Hinsicht die Keimpflanze einiger Alliumarten, z. B. von *Allium Cepa*. Im ruhenden Samen ist das Keimblatt bekanntlich spiralig eingerollt; beim Keimen tritt es aus demselben hervor und wird zum ersten Laubblatte. Etwas oberhalb der Mitte scheint es geknickt zu sein, und über dieser geknickten Stelle erhebt sich ein abgestumpfter Parenchymkegel. Er ist es, mittelst dessen die Keimpflanze den Boden durchbricht. Von einer eigentlichen Nutationsbewegung ist hier freilich nicht mehr die Rede; ebensowenig als ein Ausgleich der Nutationskrümmung erfolgen kann. Nichtsdestoweniger darf wohl als sicher angenommen werden, dass es die Nutation des Keimblattes war, welche schliesslich zu dieser auffallenden anatomisch-morphologischen Eigenthümlichkeit desselben führte<sup>1)</sup>.

Wir haben in diesem Capitel bisher jene Schutzeinrichtungen gegen die mechanische Verletzung der jungen Knospentheile

<sup>1)</sup> Gute Abbildungen von Allium-Keimlingen findet man in Tittmann's 1830 erschienenen Buche über das Keimen der Pflanzen, und in Sachs' Experimentalphysiologie, p. 93.



besprochen, welche von den biologischen Verhältnissen der Keimpflanze nicht zu trennen sind, da sie mit der Natur des Wachstumsmediums zusammenhängen. Den Keimlingen drohen aber auch noch andere, mehr zufällige Verletzungen und Verstümmelungen aller Art; dieselben werden hauptsächlich durch Insecten und andere Feinde verursacht. Ein sehr auffälliges Beispiel hierzu hat Darwin in seinem Werke über „die Entstehung der Arten“ mitgetheilt<sup>1)</sup>. In jenem Abschnitte des dritten Capitels, wo er von den Hindernissen der Vermehrung organischer Wesen spricht, macht er unter Anderem auch darauf aufmerksam, dass die Pflanzensämlinge in grosser Menge durch verschiedene Feinde vernichtet werden, und fährt dann in folgender Weise fort: „So notirte ich mir z. B. auf einer umgegrabenen und rein gemachten Fläche Landes von 3' Länge und 2' Breite, wo keine Erstickung durch andere Pflanzen drohte, alle Sämlinge unserer einheimischen Kräuter, wie sie aufgingen, und von den 357 wurden nicht weniger als 295 hauptsächlich durch Schnecken und Insecten zerstört.“

Es liegt in der Natur der Sache, dass bei den Keimpflanzen directe Schutzmittel gegen derlei Angriffe, ähnlich wie sie von Kerner an den gegen unberufene Gäste verwahrten Blüten nachgewiesen wurden<sup>2)</sup>, unmöglich auftreten können. Der Keimling besässe zu ihrer Ausbildung weder das erforderliche Baumaterial, noch wäre er damit so rasch fertig, dass sie ihm überhaupt nützen könnten. Nur indirecte Schutzeinrichtungen sind hier zu erwarten, darin bestehend, dass die Keimpflanzen selbst durch tiefeingreifende Verletzungen nicht getödtet werden, sondern vielmehr eine grosse Lebensfähigkeit und seitens ihrer einzelnen Organe eine ausserordentliche Regenerationskraft an den Tag legen.

Die Culturversuche mit verstümmelten Embryonen, von welchen im zweiten Capitel dieser Schrift gehandelt wurde, zielten auf etwas Anderes, als auf den Einfluss, welchen Verletzungen als solche auf das weitere Gedeihen des Keimlings ausüben. Es war dort, wie sich der Leser erinnern dürfte, die Abhängigkeit

<sup>1)</sup> Aus dem Engl. übersetzt von V. Carus, 6. Aufl., p. 89.

<sup>2)</sup> Ueber die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste; Festschrift der k. k. zoolog.-bot. Gesellschaft in Wien, 1876.



der Keimpflanzen von den Reservestoffen zu illustriren. Verletzungen, welche einen Verlust an Reservennahrung mit sich bringen, wird der Keimling jedenfalls am schwersten verwinden. Bleibt ihm dieselbe aber unangetastet, so gibt es kein Organ, dessen Verlust der Keimling nicht überdauerte.

Von den älteren Versuchen <sup>1)</sup> über diesen Gegenstand sind hier namentlich die von Henry und Richard angestellten zu erwähnen. Der erstere <sup>2)</sup> zog zwei kräftige Maispflanzen aus einem Korne, das er vor der Keimung der Länge nach halbiert hatte, so dass jedem Theile die eine Hälfte des Embryo zufiel. Nach A. Richard sollen sich auch aus der Länge nach gespaltenen dikotylen Keimlingen, z. B. der Gartenbohne zwei vollkommen lebenskräftige Pflanzen erzielen lassen.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte Blociszewski, und auch ich habe aus längshalbirten Weizenkörnern ganz kräftige Keimpflänzchen erzogen. Doch kommt es in der Natur wohl nur selten zu derartigen Verletzungen. Gewöhnlich werden die jungen Stengeltheile und Wurzeln des Keimlings in mehr oder minder vollständiger Weise „abgeweidet“, wie dies z. B. an Getreidesaaten durch Drahtwürmer (*Elater segetum*) so häufig geschieht. Um zu erfahren, wie oft sich dies an ein und demselben Keimlinge wiederholen könne, bevor er endlich zu Grunde geht, liess ich mehrere hundert Roggenkörner zwischen feuchten Tuchlappen keimen und schnitt dann an jedem zweiten Tage die nachgewachsenen Knospentheile und Adventivwurzeln gänzlich weg.

Nach jedesmaliger Verstümmelung wurden 25 Körner auf freiem Lande angebaut (Saattiefe 1 Cm., Begiessung einmal täglich), um neben dem Procentsatze der zwischen den Tuchlappen sich fortentwickelnden Keimlinge auch jenen der unter den natürlichen Verhältnissen weiterwachsenden Pflänzchen zu bestimmen.

Der Versuch wurde im Juli durchgeführt. Die Temperatur des Versuchsraumes betrug 18–21° C. Nachstehende kleine Tabelle enthält die in Procentzahlen umgerechneten Ergebnisse des

<sup>1)</sup> Es kann hier natürlich nicht meine Absicht sein, das gesammte reiche Versuchsmateriale, welches über diesen Gegenstand vorliegt, dem Leser vorzuführen.

<sup>2)</sup> Bot. Zeitung, 1836, Nr. 6.



Versuches. Dieselben beziehen sich in beiden Columnen jedesmal auf das anfängliche Hundert unverletzter Keimlinge.

Es wuchsen weiter	Zwischen den Tuchlappen	Im Erdreich	Mittlere Zeitdauer bis zum Auflaufen der Keimlinge in Tagen.
Nach 1maliger Verst.	100 %	100 %	3·5
„ 2 „ „	96 „	68 „	4·3
„ 3 „ „	90 „	64 „	5·3
„ 4 „ „	81 „	50 „	5·1 <sup>1)</sup>
„ 5 „ „	63 „	32 „	6·0

Die Fortsetzung des Versuches musste unterbleiben, da die unvermeidliche Bacterienbildung schon zu sehr überhand nahm und in den Gang des Versuches störend einzugreifen drohte. Jedenfalls ist das Regenerationsvermögen der Keimlinge ein ganz erstaunliches, wenn im Erdboden nach viermaliger Verstümmelung noch die halbe Anzahl, nach fünfmaliger noch ein Drittel der Keimpflanzen weiterwächst. So lange das Insekt nicht über die Reservestoffbehälter selbst kommt, ist demnach kaum grosse Gefahr im Anzuge.

Auch die Leguminosenkeimlinge sind nicht so empfindlich, als man bisweilen glaubt. Sie vertragen ganz leicht Beschädigungen der Wurzelspitze und des hypokotylen Gliedes. So schnitt ich z. B. an 10 Samen von *Phaseolus vulgaris* nach zwölfstündiger Quellung je ein 1·5 Mm. langes Stück der Wurzelspitze ab, ohne dass das Wachsthum der Keimlinge im mindesten beeinträchtigt worden wäre. Zehn andere Keimpflanzen, deren hypokotyle Keim-axen je 10—12 Mm. lang waren, verletzte ich in der Weise, dass ich die Stengel quer halbirte, und bei einer dritten Partie liess ich blos 1 Mm. lange Stummel an den Keimblättern zurück. Die Keimpflanzen wurden dann in feuchte Sägespäne gebracht und die Temperatur des Versuchesraumes auf 22° C. erhalten. Nach fünf Tagen hatten die hypokotylen Stengelglieder der einen Partie eine Länge von 5—6 Cm., die der anderen eine solche von 1·4—1·7 Cm. erreicht. Letztere waren an ihrer Basis in Folge der

<sup>1)</sup> Diese Ausnahme in der sonst allmähig ansteigenden Zahlenreihe wurde durch besonders warme Witterung verursacht.



Callusbildung sehr stark verbreitert und wiesen 7—8 kräftig entwickelte Adventivwurzeln auf. Bei ersteren war keine Anschwellung bemerkbar; die Zahl der neugebildeten Wurzeln betrug 6—7 für jeden Keimling.

Bekannt ist es, dass auch die abgebrochenen und isolirten Keimblätter sehr häufig an ihren früheren Insertionsstellen Adventivwurzeln und wohl auch Knospen bilden. Ein bekanntes Beispiel bietet *Ph. multiflorus*. Dasselbe zeigt sich nach van Tieghem auch an den Kotylen der Sonnenblume. Selbst Fragmente von Keimblättern leisten Aehnliches. — So lange eben noch Reste von fortbildungsfähigem Gewebe und eine hinreichende Menge von Reservestoffen vorhanden sind, ist immer noch die Möglichkeit gegeben, dass sich schliesslich doch eine lebenskräftige Pflanze daraus entwickle.

Ich kann diesen Abschnitt nicht besser schliessen, als indem ich die nachfolgende Stelle aus Treviranus' „Physiologie der Gewächse“ (II. B., p. 579) hier wörtlich wiedergebe:

„Burgsdorf erzählt, wie man ihn hatte bereden wollen, dass Eicheln erst im fünften Jahre, nachdem sie gesteckt worden, aufgegangen seien; der Irrthum lag aber darin, dass, obwohl das Keimen schon im ersten Jahre vor sich ging, doch in diesem und den drei folgenden das Stämmchen durch Frost zerstört oder von Thieren abgefressen war, im fünften Jahre aber erst sich entwickelte und dem oberflächlichen Beobachter sichtbar wurde.“



## Fünftes Capitel.

---

Die Keimblätter als erste Assimilationsorgane. — Beispiele von langlebigen und sich kräftig entwickelnden Kotylen. — Lage und Gestaltung derselben im Samen. — Ihr anatomischer Bau; Vertheilung der Spaltöffnungen. — Transpirationsversuche. — Die Bilateralität der Keimblätter und das Licht. — Umwandlung der laubblattartigen Kotylen zu hypogäischen bei den Papilionaceen. — Ergrünen der Keimblätter; Entstehung der Chlorophyllkörner. — Die Arbeitstheilung bei den echten Laubblättern und den ergrüneten Kotylen. — Schluss.

Wir haben in einem früheren Capitel gesehen, dass die Menge der Reservestoffe in den Samen verschiedener Ursachen halber oft nicht so gross ist, als es für die gedeihliche und rasche Entwicklung der einzelnen Keimpflanzen erwünscht wäre. Sie reicht in den meisten Fällen nicht hin, um Einrichtungen überflüssig erscheinen zu lassen, welche den Keimling so bald als möglich auf eigene Füße stellen, d. h. in den Stand setzen, selbständig zu assimiliren.

Wenn der Embryo im Samen schon so weit ausgebildete Assimilationsorgane besitzt, dass die ersten, rasch verlaufenden Wachsthumsvorgänge im Boden auch schon ihre Functionsfähigkeit — insoferne dieselbe vom anatomischen Bau abhängt — herbeiführen, so liegt das Vortheilhafte einer solchen Einrichtung auf der Hand. An's Licht getreten beginnen sie dann sofort nach dem Ergrünen ihre assimilirende Thätigkeit. Die erste Entwicklung der Keimpflanze erinnert derart an das alljährliche Wiedererwachen der Vegetation des Hochgebirges. Auch hier, wo die Vegetationszeit nur 2—3 Monate dauert, muss die Pflanze womöglich jeden die Assimilation erst vorbereitenden Wachsthumsvorgang auf die kürzeste Zeit einschränken, und wird am Besten daran sein, wenn der erste Sonnenstrahl des Frühlings schon auf ein vollkommen assimilationsfähiges Organ trifft: deshalb die



immergrüne Natur der Blätter. Bei den Keimpflanzen ist es aber der ganz unmittelbare Kampf um's Dasein, welcher ein möglichst baldiges Assimiliren und eine rasche Erstarkung so nothwendig macht.

Mit der Anpassung der Kotyledonen an die Laubblattfunction wird jenes Erforderniss am einfachsten erfüllt. Da dieselben in früheren Keimungsstadien stets auch noch ein oder zwei andere physiologische Aufgaben zu erfüllen hatten, sei es als Behälter der Reservestoffe, oder als Aufsaugeorgane, so fällt natürlich ihre spätere Laubblattnatur als Schutzeinrichtung der Keimpflanze um so mehr in's Auge. Allerdings lässt sich hierbei keine zeitliche Grenze ziehen zwischen dem Aufhören der einen und dem Beginne der anderen Function: während eines gewissen Zeitraumes müssen den wachsenden Theilen gleichzeitig Reservestoffe und neue Assimilationsproducte zugeführt werden. Doch macht dieser allmälige Uebergang ein scharfes Auseinanderhalten beider Functionen nur um so nothwendiger.

Wenn man von der Laubblattnatur der Kotyledonen spricht, so kann man wohl kaum anders, als von erster Stelle auf jene wunderbaren Pflanzengestalten hinzuweisen, bei welchen die Keimblätter nicht nur die ersten, sondern auch einzigen Assimilationsorgane vorstellen. Die beiden kolossalen Kotylen der *Welwitschia mirabilis* sind bekanntlich so langlebig, als wie die Pflanze selbst. An ihren Spitzen allmähig absterbend und in unregelmässige Fetzen zerreissend, wachsen sie an ihrer Basalregion unausgesetzt durch Jahrzehnte weiter, ein immergrünes Zeugenpaar des fast phantastischen Gestaltungstriebes, welcher in der Natur bisweilen, unbeschadet ihrer Anpassungsbestrebungen, mit unwiderstehlicher Macht hervorbricht. — Bei einer anderen Pflanze, der einjährigen Gesneracee *Streptocarpus polyanthus* kommt gar nur ein Keimblatt zur Ausbildung, welches dem Boden dicht aufliegend, etwa handgross wird und von fester, fleischiger Textur ist. Echte Laubblätter werden nicht gebildet.

An diese vereinzeltten Fälle schliessen sich diejenigen an, in welchen die Keimblätter wenigstens während des ganzen ersten Vegetationsjahres die einzigen Assimilationsorgane



der Pflanzen darstellen. Hierher gehören mehrere *Corydalis*-arten (*C. tuberosa* und *Halleri*)<sup>1)</sup>, *Bunium Bulbocastanum* und *petraeum*, *Smyrnum perfoliatum*, *Leontice altaica* und *vesicaria*<sup>2)</sup> *Chaerophyllum bulbosum*, *Eranthis hiemalis*, *Aconitum Anthora*<sup>3)</sup> u. A. — Bei *Adoxa moschatellina* und *Anemone Hepatica* bildet die Laubblattthätigkeit der Kotyledonen auch deshalb einen eigenen Abschnitt in der Entwicklung der jungen Pflanze, weil auf die Keimblätter erst Niederblätter folgen, welche die assimilirende Thätigkeit der ersteren nicht unmittelbar fortsetzen<sup>4)</sup>; *Ranunculus Ficaria* endlich repräsentirt eine gewisse Uebergangsstellung, weil hier die Keimpflanze im ersten Vegetationsjahr zuweilen blos das Keimblatt, zuweilen auch noch ein Laubblatt bildet<sup>5)</sup>.

Nun folgen diejenigen Fälle, in welchen die ausgewachsenen Keimblätter eine sehr beträchtliche Grösse erlangen, und die sich später ausbildenden Laubblätter noch längere Zeit hindurch kräftig unterstützen.

Bekannte Beispiele sind in dieser Hinsicht die Keimblätter von *Cucurbita Pepo* und *Ricinus communis*, welche häufig die Grösse einer Kinderhand erreichen. Auch der Fall kommt vor, dass die ersten Laubblätter von den Kotyledonen an Grösse übertroffen werden. *Rhamnus cathartica* hat nach Irmisch<sup>6)</sup> Kotylen, die fast 15 Mm. breit und ungefähr 8 Mm. lang sind, während die darauf folgenden ersten Laubblätter bei ungefähr gleicher Länge blos 4—5 Mm. breit werden. An einem 7 Cm. hohen und mehrere Wochen alten Pflänzchen von *Galium tricornis*, welches gar nicht mehr recht als Keimpflanze anzusehen war, berechnete ich mittelst eines Polarplanimeters die Gesamtoberfläche der noch lebhaft grünen Kotyledonen auf 3·6□ Cm., jene der in 7 Wirteln stehenden 29 Laubblätter auf zusammen 4·2□ Cm., so dass selbst

<sup>1)</sup> Bischoff, in der Zeitschr. für Phys. IV. Bd. p. 10, 11.

<sup>2)</sup> Bernhardt, in der Linnaea, 1832, p. 575.

<sup>3)</sup> Winkler, in den Verh. des bot. Vereines der Provinz Brandenburg, Jahrg. XVI, II. H., p. 15.

<sup>4)</sup> A. Braun, Betrachtungen über die Verjüngung in der Natur, p. 32. Vgl. hiezu auch „Das Individuum der Pflanze“, p. 93, 96 und Taf. II, Fig. 3.

<sup>5)</sup> Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphol. der Pflanzen, 1854, I. H., p. 9.

<sup>6)</sup> Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora, in der Flora, 1855, p. 625.



in diesem verhältnissmässig schon weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium den Keimblättern noch eine sehr ausgiebige Rolle bei der Ernährung der Pflanze zufiel. Es wäre interessant, derlei Messungen an einjährigen Alpenpflanzen, wie *Ranunculus pygmaeus*, *Gentiana nana*, *tenella* und *prostrata*, *Gnaphalium supinum*, *Euphrasia minima* etc. anzustellen, welche, wie Kerner<sup>1)</sup> sich ausdrückt, mit ihren zwerghaften Stengeln und den knapp über den Kotyledonen und ein oder zwei Paar Laubblättern folgenden Blüthen den Eindruck von eben erst aus den Samen aufgekeimten Gewächsen machen. Wahrscheinlich greifen hier die Keimblätter in den ganzen Entwicklungsgang der Pflanzen fördernd ein.

Die Lage und Gestaltung der Keimblätter im Samen ist fast immer eine derartige, dass dieselben nach ihrem Heraustreten sofort die grösstmögliche Oberfläche besitzen. So ist z. B. die morphologische Oberseite der ergrünenden Kotylen von *Lupinus*, d. h. ihre Innenfläche im ruhenden Samen mit zahlreichen kleinen Höckern versehen, die sich bei der Entfaltung vollständig ausgleichen. Bei *Helianthus annuus* reichen auf der Oberseite der Kotylen häufig Längsfaltungen der Epidermis tief in das Blattgewebe, während auf der Unter- resp. Aussenseite derselben die nach Innen vorspringenden zahlreichen Längsriefen des Pericarps ihre Eindrücke zurücklassen. So kommt es, dass die Breitenzunahme der sich entfaltenden Kotylen besonders rasch von statten geht. — Faltenbildungen der verschiedensten Art sind überhaupt etwas ziemlich gewöhnliches. Bald sind die Keimblätter blos dachig gefaltet, wie bei den *Brassicaceen*, *Raphaneen* etc., bald zeigen sie ein eigenthümlich zerknittertes Aussehen, wie bei mehreren *Acer*-arten, oder Schlängelungen am Querschnitte, wie bei den *Convolvulaceen*. Auch kommen bekanntlich spiralig eingerollte Kotyledonen vor, wie bei der Gruppe der *Spirolobeen* unter den Kreuzblüthlern, bei *Chimonanthus* u. A. — Auf all diese Verhältnisse, welche mit der biologischen Bedeutung der Kotylen im engsten Zusammenhange stehen, sei hier, da sie grösstentheils schon bekannt sind, nur der Vollständigkeit halber hingewiesen.

<sup>1)</sup> Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden, Innsbruck, 1869, p. 36.



Die Verschiedenheiten in der Gestalt der Keimblätter können hier füglich übergangen werden <sup>1)</sup>. Eingehender jedoch ist ihr anatomischer Bau zu besprechen; es sind die Veränderungen anzugeben, welche derselbe bei der Umwandlung der Reservestoffbehälter in Laubblätter erleidet.

Ich beschränke mich hierbei ausschliesslich auf die Dikotylen.

Die ergrüntten Keimblätter sind fast immer in ähnlicher Weise bilateral gebaut, wie das echte Laubblatt. Nicht immer ist aber diese Bilateralität bereits im Samen ausgesprochen. Wenn letzterer ein grosses Endosperm enthält und der Embryo klein ist, so zeigt das Mesophyll der Kotyledonen häufig eine ganz gleichmässig parenchymatische Entwicklung, wie bei den Umbelliferen und den Rubiaceen, oder die Pallisadenschichte ist blos durch die prismatische Form der obersten, in eine Reihe angeordneten Zellen des jugendlichen Parenchyms angedeutet, wie bei den Euphorbiaceen. Viel weiter geht in endospermreichen Samen die Ausbildung der Bilateralität der Keimblätter bei der Familie der Polygoneen, wo bereits eine deutliche Pallisadenzelllage vorhanden ist; überdies treten in derselben schon häufige Querwände auf, welche auf die beginnende Verdoppelung der Zelllage hinweisen. Am vollständigsten ist aber die Pallisadenschicht bei den Caesalpineen ausgebildet, wo sie schon aus 2—3 Lagen besteht.

Fehlt das Endosperm gänzlich, oder nimmt es doch nur einen geringen Raum ein, so tritt die Bilateralität der Keimblätter schon im ruhenden Samen stets deutlich hervor. Die Pallisadenschichte setzt sich aus 2—3 Zelllagen zusammen, welche oft bis über die Mitte des Blattdurchmessers reichen. Bisweilen kommt es selbst vor, dass das gesammte Mesophyll aus pallisadenartigen Zellen besteht, welche allerdings an der Oberseite des Keimblattes auffallend länger sind, als an der Unterseite. Erst durch nachträgliche Theilungen geht dann hier diese Zellform verloren. Die Pallisadenzellen selbst sind bald kaum doppelt so lang als breit, bald übertrifft der Längsdurchmesser um das 8—10fache die Breite: *Helianthus annuus*.

---

<sup>1)</sup> Ausführlicheres hierüber findet man in der citirten Abhandlung Winkler's „Ueber die Keimblätter der deutschen Dikotylen.“



Unterhalb der Pallisadenschicht folgen entweder unmittelbar die rundlichen oder polyedrischen Zellen des Parenchyms wie bei vielen Papilionaceengattungen, oder der Uebergang beider Schichten ist ein ganz allmäliger. Zahlreiche Quertheilungen der Zellen lassen erkennen, dass der Embryo nur des Zeitpunktes harrt, in dem er seine anscheinend plötzlich unterbrochene Entwicklung weiter fortsetzen kann.

Mit der Form der Zellen beider Gewebsschichten steht im Zusammenhange, dass die Stärke- oder Aleuronkörner der Pallisadenschichte gewöhnlich etwas kleiner sind, als die des darunterliegenden Gewebes.

Die junge Epidermis, oder richtiger gesagt, das Dermatogen der Kotylen, besteht vor der Keimung durchwegs aus zartwandigen Zellen. Dieselben sind entweder auf beiden Seiten des Blattes polygonal tafelförmig, oder zeigen blos auf einer Seite diese Ausbildung, auf der anderen dagegen eine langgestreckte Form. Bei Cucurbita ist es die Unter- resp. Aussenseite, deren Dermatogen aus langgestreckten Zellen besteht; bei Phaseolus ist es die Oberseite. Die Längsdurchmesser der Zellen sind im letzteren Falle in Radien angeordnet, welche sich aber nicht etwa auf die Insertionsstelle des Keimblattes als Mittelpunkt beziehen, wie man vielleicht erwarten möchte, sondern auf das Hilum des Samens, d. i. auf jene Stelle, durch welche die Einwanderung der Reservestoffe in den Samen erfolgt ist. Es steht hier demnach der Embryo zur Mutterpflanze in einem ganz charakteristischen Abhängigkeitsverhältnisse. — Das Dermatogen der Keimblätter zeigt nicht selten schon die Anlagen der Spaltöffnungen; zur Bildung von Schliesszellen kommt es zwar nirgends, doch sind die vorbereitenden Theilungen der Urmutterzelle und die Ausbildung der Mutterzellen bereits vor sich gegangen.

Die das Keimblatt durchziehenden Procambiumstränge der Gefässbündel liegen im eigentlichen Parenchym desselben, der Unterseite genähert.

Wir gehen nun zum anatomischen Bau der ergrünzten und entfalteten Kotylen über.

Nur selten kommt es vor, dass auch im vollständig entwickelten Zustande das Keimblatt nicht bilateral gebaut ist.



Hierher gehören die Keimblätter mit rundlichem Querschnitt. Bei *Scorzonera* zeigt sich zwar eine äusserliche Bilateralität, indem die Oberseite der Kotylen flach, die Unterseite convex ist, jene Zweitheilung des Mesophylls kann aber noch nicht beobachtet werden. Die unterhalb der oberen Epidermis befindlichen 3—4 Zelllagen sind etwas dichter mit Chlorophyllkörnern gefüllt, als die nach innen gelegenen, mehr lichten Zellen. Sonst zeigt sich kein wesentlicher Unterschied.

Derlei Ausnahmefällen gegenüber besitzen die ergrünnten Keimblätter der Dikotylen ganz regelmässig eine Pallisadenschichte. Auffallend ist ihr grosser Reichthum an Intercellularräumen, was ein entsprechend häufiges Auftreten von Spaltöffnungen auf der Blattoberseite zur Folge hat. Wir werden übrigens auf letzteres noch einmal zurückkommen.

Die untere Schicht des Mesophylls ist gewöhnlich einfach parenchymatisch und nur selten sind die Zellen sternförmig ausgebildet (*Agrostemma*, *Papaver*). Im letzteren Falle wird auch sofort die Zahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite bedeutend kleiner; bei *Papaver somniferum* fehlen sie hier sogar vollständig. — Diese zweite Schicht des Blattparenchyms ist nun bei den Kotylen in weit höherem Masse der Assimilationsthätigkeit dienstbar gemacht, als bei den echten Laubblättern. Sie steht hinsichtlich ihres Chlorophyllreichthums der Pallisadenschicht nur wenig nach und nähert sich derselben manchmal auch in ihrer anatomischen Ausbildung. So nimmt beispielshalber die unmittelbar an die untere Epidermis grenzende Zelllage bei *Galeopsis versicolor* ganz deutlich die Form der Pallisadenzellen an.

Ueber die Vertheilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Keimblätter hat bereits Schacht<sup>1)</sup> sich ausgesprochen. Er unterscheidet zweierlei Fälle. Wenn die Kotylen mit ihrer Unter- resp. Aussenseite dem Endosperm anliegen, und diese Seite zur aufsaugenden Fläche wird, so treten die Spaltöffnungen auf der Blattoberseite auf. Wenn aber die Keimblätter sofort an's Licht treten, verhalten sie sich wie echte Laub-

---

<sup>1)</sup> Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, 2. Aufl., I. B., pag. 452.



blätter; die Epidermis der Unterseite ist dann stets mit Spaltöffnungen versehen.

Allgemein gültig sind diese beiden Sätze nicht. Der erstere Fall wäre nur dann vollständig begreiflich, wenn das aufsaugende Gewebe nach Beendigung dieser Function nicht mehr fortbildungs- und seine Zellen nicht mehr theilungsfähig wären; dies ist nun niemals der Fall und so kommt es denn zu häufigen Ausnahmen. Es sei mir gestattet, ein Beispiel anzuführen. Bei *Agrostemma Githago* liegt der Keimling dem Endosperm seitlich so an, dass nur die Unterseite eines Keimblattes zur aufsaugenden Fläche wird, während die des anderen unmittelbar an die Samenschale grenzt. Die Anzahl der Spaltöffnungen ist auf 1□ Mm. und für die verschiedenen Blattseiten berechnet, die folgende:

Äusseres Blatt		Inneres Blatt	
Oberseite:	Unterseite:	Oberseite:	Unterseite:
26	39	27	44

Auf den Oberseiten beider Blätter ist sie demnach nahezu gleich. Die Unterseite des inneren Blattes dagegen, welche dem Endosperm anliegt, zeigt nicht nur mehr Spaltöffnungen als die entsprechende Oberseite, sondern selbst mehr, als die ganz freie Unterseite des äusseren Keimblattes.

Auch der zweite von Schacht aufgestellte Satz erleidet Ausnahmen. Bei zahlreichen Kotylen, welche anfänglich blos als Reservestoffbehälter dienten, ist die Anzahl der Spaltöffnungen beiderseits ziemlich dieselbe, bei anderen wieder überwiegt sie auf der Oberseite. Nachstehend folgen einige Beispiele.

Anzahl der Spaltöffnungen per □ Mm. auf der Blatt-		
	Oberseite	Unterseite
bei <i>Helianthus annuus</i> . . . . .	128	151
„ <i>Cannabis sativa</i> . . . . .	162	127
„ <i>Trigonella Foenum Graecum</i> . . . . .	172	129
„ <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	253	71

Man kann wohl sagen, dass sich bei den Keimblättern überhaupt die Tendenz zum reichlicheren Auftreten der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite geltend macht. Die Pallisadenschichte legt demselben keine Hindernisse in den Weg. Die Athemhöhlen sind bald enge Spalten, durch das Auseinander-



weichen zweier Pallisadenzellen gebildet, bald sind es trichterförmige Erweiterungen oder Canäle. Dass diese Eigenthümlichkeit des anatomischen Baues der Kotylen die Transpiration der Keimpflanzen in hohem Grade begünstigen müsse, ist eine naheliegende Folgerung.

Ich will hier einige Transpirationsversuche mittheilen, welche die erwähnte Folgerung bestätigt haben. Es wurden zu dem ersten derselben junge Pflänzchen von *Polygonum fagopyrum* verwendet, und das Verhältniss, in welchem die Transpirationsgrösse der Keimblätter zu jener der ersten Laubblätter steht, in folgender Weise ermittelt. Ich wählte mir zu dem Versuche drei (*A*, *B*, *C*) möglichst gleich grosse und gleich aussehende Pflanzen aus, welche ausser den Kotyledonen noch zwei Laubblätter entfaltet hatten. Nachdem ich sie vorsichtig aus dem Boden gehoben, die Wurzeln thunlichst rein gespült und ihr Lebendgewicht bestimmt, versenkte ich sie 3—4 Cm. tief in mit Hochquellwasser zur Hälfte angefüllte Eprouvetten und sperrte die Wasseroberfläche mittelst einer 1 Cm. dicken Oelschicht ab. Alle drei Pflänzchen liess ich nun von 9 Uhr Früh bis 3 Uhr Nachm. im Hintergrunde eines mässig erleuchteten Zimmers transpiriren. Die Temperatur im Versuchsraume betrug 17° C.

	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
Lebendgewicht:	0·577 Gr.	0·399 Gr.	0·590 Gr.
Anfangsgew. der Pflanzen			
und Apparate . . .	13·707 „	15·060 „	15·288 „
Gewichte nach 6 St.	13·519 „	14·905 „	15·111 „
Gewichtsverluste . . .	0·188 Gr.	0·155 Gr.	0·177 Gr.

Ich hatte nun in letzteren Zahlen einen Ausdruck gewonnen für die jeder einzelnen Pflanze eigenthümliche Transpirationsgrösse und zugleich einen Massstab für die Beurtheilung des weiteren Verlaufes der Transpiration. Die Pflanze *C* diente als Vergleichspflanze; die Pflanze *A* wurde der Spreiten ihrer Keim- und Laubblätter beraubt, um die später in Abzug zu bringende Transpirationsgrösse des Stengels, der Terminalknospe und der Blattstiele zu ermitteln. Die Pflanze *B* endlich, als eigentliche Versuchspflanze, verlor blos die Spreiten ihrer Keimblätter, deren Oberflächen sofort mittelst eines sehr exact arbeitenden Polarplanimeters bestimmt wurden. Die Schnittflächen verklebte ich sorg-



fältig mit weichem Bienenwachs. Die Pflanzen transpirirten nun von 4 Uhr Nachm. bis 10 Uhr Vorm. bei einer Temperatur von 16—18° C.

	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
Anfangsgewicht der Pflanzen und Apparate	13·356 Gr.	14·817 Gr.	15·095 Gr.
Gewicht nach 18 St.	13·293 „	14·666 „	14·760 „
Gewichtsverluste . . .	0·063 Gr.	0·151 Gr.	0·335 Gr.

Die normale Transspirationsgrösse für *B* ergibt sich aus der Proportion  $177 : 155 = 335 : x$ , wobei  $x = 293$  Mgr. Dies wäre, unter der Voraussetzung eines proportionalen Ganges der Transpiration der Gewichtsverlust von *B* gewesen, wenn die Keimblätter nicht entfernt worden wären.

Die Differenz  $293 - 151 = 142$  repräsentirt daher die Transpirationsgrösse der Kotylen. Aus einer zweiten Proportion  $188 : 155 = 63 : y$  ergibt sich der durch die Transpiration des Stengels, der Knospe und der Blattstiele bedingte Verlust von 52 Mgr.

Es entfallen daher für die Laubblätter 99 Mgr.

„ „ Keimblätter 142 „  
 „ den Stengel etc. 52 „  
 Zusammen 293 Mgr.

Die Gesamtoberfläche der Kotylen war = 5·8 □Cm.

die der beiden Laubblätter war = 7·8 „

Für 1 □Cm. berechnet sich daher der Transpirationsverlust  
 der Keimblätter auf ungefähr 24 Mgr.

„ Laubblätter „ „ 13 „

Die Transpirationsgrösse der Kotylen übertrifft also die der Laubblätter fast um das Doppelte.

Es ist selbstverständlich, dass es sich bei diesem Versuche nur um annähernd richtige Zahlen handeln konnte. Dass solche erreicht wurden, bestätigte ein Controlversuch, bei welchem nicht ganze Pflänzchen zur Verwendung gelangten, sondern die einzelnen vom Stengel losgetrennten Laubblätter und Kotylen. Der Versuch wurde dadurch um Vieles vereinfacht, und konnten die beiderseitigen Transpirationsgrössen direct bestimmt werden;



er dauerte von 11 Uhr Vorm. bis 2 Uhr Nachm.; Temperatur 19° C. Es transpirirten je zwei

	Keimblätter	Laubblätter
Gesamtoberfläche:	8·70 □ Cm.	10·64 □ Cm.
Anfangsgewicht der Blätter sammt dem Apparate	8·331 Gr.	7·197 Gr.
Gewicht nach 3 Stunden	8·249 „	7·139 „
Gewichtsverlust . . . . .	0·082 Gr.	0·058 Gr.
„ berechnet		
auf 1 □ Cm. . . . .	9·4 Mgr.	5·4 Mgr.

Auch bei diesem Versuche gaben also die Keimblätter relativ fast doppelt so viel Wasser ab als die Laubblätter.

Die Vertheilung und Anzahl der Spaltöffnungen war bei diesen Pflänzchen folgende:

	Keimblätter	Laubblätter
Oberseite (pr. □ Mm.) . . . . .	76	47
Unterseite „ . . . . .	79	210
Zusammen	155	257

Man sieht hieraus recht deutlich, wie wenig man aus der Anzahl der Spaltöffnungen eines Organs auf seine Transpirationsgrösse schliessen darf. Eine grössere Beachtung verdient dagegen die Art ihrer Vertheilung. Aus dem Umstande, dass die Oberseite der Keimblätter fast gleichviel Spaltöffnungen aufweist, wie die Unterseite, ist man zu folgern berechtigt, dass auch das System der Interzellularräume eine beiderseits ziemlich gleiche Ausbildung erfahren habe. Und dieser letztere Umstand ist es hauptsächlich, welcher die Transpiration der Keimblätter so sehr begünstigt.

Zu einem dritten Transpirationsversuche, welcher genau in derselben Weise durchgeführt wurde, wie der vorige, verwendete ich ein 18·8 □ Cm. Gesamtoberfläche besitzendes Keimblatt von *Ricinus communis*, so wie das erste Laubblatt derselben Pflanze, welches eine Gesamtoberfläche von 19·9 □ Cm. besass. Der Versuch dauerte bei 20° C. von 12 Uhr Mittags bis 2 Uhr Nachmittags.



	Keimblatt	Laubblatt
Anfangsgewicht des Apparates		
sammt dem Blatte.....	19·137 Gr.	18·176 Gr.
Gewicht nach 3 Stunden.....	18·803 „	17·943 „
Gewichtsverlust	0·334 Gr.	0·233 Gr.
„ berechnet		
auf 1 □ Cm.	17·7 Mgr.	11·7 Mgr.

Der Transpirationsverlust des Laubblattes betrug also um ein Drittel weniger als der des Keimblattes.

Ueber die Anzahl und Vertheilung der Spaltöffnungen geben folgende Zahlen Aufschluss:

	Keimblatt	Laubblatt
Oberseite (pr. □ Mm.) .....	106	70
Unterseite „ .....	146	177
Zusammen	252	247

Auch diese Zahlen bestätigen das oben Gesagte. Interessant ist hier, dass die Summen der beiderseitigen Spaltöffnungen fast gleich sind, und sich nur in ihrer Vertheilungsweise ein auffälliger Unterschied zeigt.

Die gesteigerte Transpiration der ergrüntten Kotyledonen rückt zwar einerseits die Gefahr des Austrocknens näher, doch fördert sie andererseits die Aufnahme von Nährsalzen aus dem Boden, die Assimilation und hiermit die Erstarkung der Keimpflanze.

Bezüglich des anatomischen Baues der Kotylen muss hier noch auf Eines aufmerksam gemacht werden. Diejenigen Keimblätter, welche im ruhenden Samen noch nicht bilateral gebaut sind, erlangen diese Eigenthümlichkeit ganz unabhängig vom Einfluss des Lichtes. So weisen die Kotylen der Umbelliferen zur Zeit, wo sie den Boden durchbrechen und ihre beschatteten Oberseiten sich noch berühren, schon eine vollständig ausgebildete Pallisadenschichte auf. Ich habe wiederholt derartig gebaute Keimblätter mittelst Drahthäkchen, welche ich neben der Pflanze in den Boden steckte, in eine solche Lage gebracht, dass die morphologische Unterseite belichtet wurde; nichtsdestoweniger blieb sie Unterseite auch hinsichtlich ihres anatomischen Baues. Es scheint mir deshalb im hohen Grade unwahrscheinlich, dass bei den Dikotylen überhaupt jemals ein ebenso unmittelbarer Einfluss des



Lichtes auf den bilateralen Bau von Blatt und Stengel wird constatirt werden können, wie ein solcher für *Thuja orientalis* von Frank <sup>1)</sup> nachgewiesen wurde.

Wie verhält es sich nun mit jenen Kotyledonen, welche als ausschliessliche Reservestoffbehälter stets im Boden bleiben, oder wenn sie sich auch über denselben erheben, doch niemals zu rechten Assimilationsorganen werden? Hier geht mit der Laubblattfunction auch die anatomische Bilateralität verloren. Der Querschnitt des „Blattes“ zeigt ein ganz gleichartig ausgebildetes Parenchymgewebe. Zur Illustration dieses Verhältnisses eignen sich namentlich die Keimblätter der Papilionaceen, deren Eintheilung in die Gruppen der „Phyllolobae“ und „Sarclobae“ bekanntlich auf dem Unterschiede in der anatomisch-physiologischen Ausbildung dieser Organe fusst. Eine eigenthümliche Stellung nimmt hierbei die Gattung *Lupinus* ein, welche ihrer zwar grünen, vergrösserten und andererseits doch wieder fleischigen Keimblätter halber von den einen zu dieser, von den anderen zu jener Gruppe gerechnet wird. Untersucht man den anatomischen Bau ihrer Kotylen, so findet man allerdings eine Pallisadenschichte vor, allein dieselbe ist im Vergleich zu den übrigen Fällen so ungleichmässig ausgebildet, die einzelnen Pallisadenzellen ordnen sich so wenig in wohl begrenzte Reihen an, dass man sofort den zwar längst eingetretenen, aber noch nicht vollendeten Process der Rückbildung, welcher hier statt hat, zu erkennen im Stande ist.

Fasst man ausser dem anatomischen Bau der Keimblätter auch noch ihre Fähigkeit zu ergrünen in's Auge, so stellt sich heraus, dass sich unter den Papilionaceen überhaupt alle Uebergänge von der laubblattartigen Ausbildung der Kotylen bis zur fleischigen Textur der unter dem Boden verbleibenden Keimblätter nachweisen lassen. Mit anderen Worten: Wir haben hier jedes einzelne Stadium der Umwandlung von laubblattähnlichen Kotyledonen in hypogäische Keimblätter vor uns. Ich will nun ohne weiters diese verschiedenen Stadien der Reihe nach anführen.

<sup>1)</sup> Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der *Thuja occidentalis*, Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., IX. Bd., p. 147.



I. Keimblätter im entwickelten Zustande laubblattartig, Pallisadenschichte sehr regelmässig ausgebildet: *Genisteae*, *Anthyllideae*, *Trifolieae* etc.

II. Keimblätter zwar vergrössert, doch fleischig; Pallisadenschicht unregelmässig; Oberseite weniger lebhaft grün als die Unterseite: *Lupinus*.

III. Die fleischigen Keimblätter zeigen kein weiteres Wachstum, treten aber an's Licht und ergrünen, namentlich an der Unterseite, ziemlich lebhaft. Die Pallisadenschichte fehlt, sowie in allen folgenden Stadien: *Phaseolus vulgaris*.

IV. Keimblätter hypogäisch; an's Licht gebracht ergrünen sie wie vorhin und bilden an ihrer Unterseite einige Spaltöffnungen: *Phaseolus multiflorus*.

V. Keimblätter hypogäisch; am Lichte ergrünen sie nur sehr schwach und sind spaltöffnungslos: *Pisum*.

VI. Die hypogäischen Keimblätter ergrünen auch im Lichte nicht mehr: *Vicia*. *Beta*.

Wenn wir diese einzelnen, kurz charakterisirten Stadien untereinander vergleichen, so finden wir, dass die anatomischen Merkmale früher verloren gehen, als die Fähigkeit der Keimblätter zu ergrünen und mithin zu assimiliren. Die minder gefestigten, weit später erworbenen Eigenschaften werden auch am frühesten eingebüsst. Zuerst die anatomische Bilateralität, die Pallisadenschichte (Stadium II—III.) Viel später die Spaltöffnungen (IV—V.) und zuletzt die Fähigkeit zur Chlorophyll- und Chlorophyll-Kornbildung (VI.). — Man muss wohl annehmen, dass die Vertreter jedes einzelnen Stadiums auch alle vorhergehenden Stadien durchgemacht haben, wenn auch möglicherweise von einer Art dieses von der anderen jenes Stadium rascher durchschritten wurde. Ebenso hindert uns nichts an der Annahme, dass sich die Vertreter von II—V. thatsächlich in Uebergangsstadien befinden und nach kürzeren oder längeren Zeiträumen auch alle folgenden durchschreiten, beziehungsweise zum VI. Stadium gelangen werden. Vorausgesetzt, dass die biologische Ursache dieser Erscheinung nicht einstweilen durch andere Einflüsse aufgehoben wird oder bereits aufgehoben ist.



Es gelingt wohl nur selten, eine so lückenlose Reihe von Transmutationserscheinungen aufzustellen, welche die mit dem Verluste einer bestimmten Function verbundene allmälige Anpassung an ein für die betreffende Pflanze vortheilhafteres Verhältniss in gleich deutlicher Weise zur Anschauung bringen <sup>1)</sup>. —

Im Vorhergehenden wurde bereits des Ergrünens der Keimblätter Erwähnung gethan. Zahlreiche, von interessanten Resultaten begleitete Detailbeobachtungen hierüber hat Wiesner in seiner Schrift über „die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze“ veröffentlicht. Auf Grund physiologischer Untersuchungen gelangt er daselbst u. A. auch zu dem Ergebniss, dass der Chlorophyllfarbstoff der Pflanze vorwiegend aus Stärke, und zwar durch das Zwischenglied des Etiolins oder des Xanthóphylls, hervorgeht. Auch Sachsse vertritt in seinem Buche über „die Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteinsubstanzen“ die gleiche Ansicht, wenn er sie auch nur in gewissen Fällen, speciell bei Keimpflanzen, zur Erklärung der Chlorophyllbildung für ausreichend hält. Als eine anatomische Ergänzung der eben erwähnten Beobachtungen Wiesner's ist es nun jedenfalls anzusehen, wenn der Nachweis erbracht wird, dass echte Chlorophyllkörner auch durch nachträgliche Umhüllung bereits vorhandener Stärkekörner mit ergrünendem Plasma entstehen können.

Ich habe an einem anderen Orte <sup>2)</sup> die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von *Phaseolus vulgaris* ausführlich besprochen. Ich zeigte, dass in den Kotylen keimender Bohnen und zwar vornehmlich in der unterhalb der Epidermis der Aussenseite gelegenen Parenchymschicht erst secundäre, zusammengesetzte Stärkekörnchen sich bilden, deren Entstehungsweise, anatomisch betrachtet, dieselbe oder doch eine ähnliche ist, wie die der Stärkeeinschlüsse in assimilirenden Chlorophyllkörnern. Diese kleinen Stärkekörner umhüllen sich dann mit einem anfänglich gelben, doch bald darauf auch ergrünendem Plasmaüberzuge, und die derart entstandenen „falschen“ Chlorophyllkörner verhalten sich nun genau so wie echte Körner,

<sup>1)</sup> Vgl. das zweite Capitel, p. 41.

<sup>2)</sup> Botanische Zeitung, 1877, Nr. 23 u. 24.



welche mit Stärkeeinschlüssen versehen sind: die Stärke wird zum grossen Theile aufgelöst, und man hat jetzt nur mehr kernig erscheinende, theilungsfähige Chlorophyllkörner vor sich. Im Dunkeln kommt es selbstverständlich nur zur Bildung von stärkehaltigen Etiolinkörnern. Man ersieht aus dem Gesagten, dass hier die Entstehung des Etiolins und dann des Chlorophylls auch räumlich und anatomisch an das Vorhandensein von Stärke gebunden ist.

Dieselbe Entstehungsweise der Chlorophyllkörner gilt auch für zahlreiche andere stärkeführende Keimblätter. Unter den aleuronhaltigen habe ich sie blos für *Lupinus* sichergestellt, während hier sonst die von Sachs beschriebene Zerklüftung des protoplasmatischen Wandbelegs Platz greift. — Jedenfalls lassen sich die mancherlei Verschiedenheiten in der Chlorophyllkornbildung nirgends leichter nachweisen, als an ergrünenden Keimblättern, wo auch das Bildungsmaterial hierfür, sowohl hinsichtlich seiner chemischen Beschaffenheit, als auch mit Rücksicht auf seine anatomischen Verhältnisse, ein so variables und mannigfaltiges ist.

Das Auftreten von Chlorophyll in ruhenden Samen (*Acer*, *Viscum*, *Loranthus* etc.), ferner die schon im Dunkeln vor sich gehende Chlorophyllbildung in den Kotylen der Coniferenkeimlinge gewährt ausschliesslich ein physiologisches Interesse und ist für den „Haushalt“ der Keimpflanze wohl belanglos.

---

Wenn es sich zum Schlusse um eine allgemeine anatomisch-physiologische Charakteristik der als Laubblätter fungirenden Kotyledonen gegenüber den echten Laubblättern handelt, so wird dieselbe durch die nachstehenden Erwägungen gegeben sein.

Bei fast allen Phanerogamen und am ausgesprochensten bei den Dikotylen<sup>1)</sup> kommt im anatomischen Bau der echten Laubblätter entschieden das Princip der Arbeitstheilung zur Geltung. Es findet seinen unverkennbaren Ausdruck in der Bilateralität des Blattes. Dieselbe ist eben nicht blos rein morpho-

---

<sup>1)</sup> Von den fleischigen Blättern der Crassulaceen sehe ich hier ab.  
G. Haberlandt, Schutz Einrichtungen der Keimpflanze.



logischer, sondern auch physiologischer Natur. Die Pallisadenschicht an der der Insolation ausgesetzten Oberseite des Blattes ist mit ihren dichtgedrängten Chlorophyllkörnern das vorzugsweise assimilirende Gewebe. Hier findet die Neubildung von Stärke am lebhaftesten statt; doch auch die Entstärkung der Chlorophyllkörner, die Auswanderung der Assimilationsproducte verläuft hier in den verhältnismässig kürzesten Zeiträumen. — Dagegen ist das Schwammparenchym gewöhnlich um so ärmer an Chlorophyll, je entschiedener sich die Bilateralität ausspricht. Die Chlorophyllkörner sind hier fast immer mit reichlichen Stärkeseinschlüssen versehen, die Auswanderung der Assimilationsproducte geht viel langsamer vor sich, ja es scheint, als ob die Zellen dieses Gewebes wirklich als zeitweilige „Stärkedepôts“ dienen, wie Mer<sup>1)</sup> es angibt. Was aber weit wichtiger ist, das Schwammparenchym mit seinem mächtig ausgebildeten Systeme von Interzellularräumen ist das vorzugsweise Wasser abgebende und deshalb auch Wasser emporziehende Gewebe. Ihm fällt der Hauptantheil bei der Transpiration des Blattes zu.

Hiermit wäre also die physiologische Bilateralität der echten Laubblätter kurz gekennzeichnet.

Wenn man nun den anatomischen Bau der als Assimilationsorgane fungirenden Keimblätter in's Auge fasst, so erkennt man sofort, dass jene Bilateralität hier lange nicht so scharf ausgesprochen an den Tag tritt, wie vorhin: Das „Schwammparenchym“ ist fast ebenso reich an Chlorophyllkörnern, wie die Pallisadenschichte, an den Interzellularräumen participirt die eine Gewebshälfte so gut wie die andere, und bei der Vertheilung der Spaltöffnungen wird im Mittel keine von den beiden Blattseiten entschieden bevorzugt. Man sieht, dass die Durchführung des Principes der Arbeitstheilung hier eine viel weniger strenge ist.

Für die Keimpflanze erwächst aber aus dieser Forderung des ontogenetischen Entwicklungsgesetzes kein Nachtheil. Ohne die Consequenzen dieser Forderung zu beeinträchtigen

<sup>1)</sup> De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales, Bulletin de la société bot. de France, 1876.



tigen, weiss die Natur doch auch den biologischen Bedürfnissen der Keimpflanze gerecht zu werden. Sie erfüllt eben beide Gewebsschichten reichlich mit Chlorophyllkörnern, und spart mit den Interzellularräumen in keiner. So kommt es, dass die ergrüntten Kotyledonen den echten Laubblättern in der Energie ihrer Assimilationsthätigkeit gewiss nicht nachstehen, und sie hinsichtlich ihrer Transpirationsgrösse sogar übertreffen. —

Und weil zwar manche von den Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze wichtiger, keine aber für das Wesen der rein biologischen Anpassung so sehr bezeichnend ist, als diese, so schliesse ich mit der vorliegenden Auseinandersetzung diese Studie.

Cambridge University Library,  
On permanent deposit from  
the Botany School



